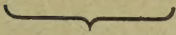


SÉRIE A, N° 4035

N° D'ORDRE

4886



THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Joseph TRAVÉ

PREMIÈRE THÈSE

Écologie et Biologie
des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

Soutenues le 19 février 1963 devant la Commission d'examen

MM. GRASSÉ

Président

PETIT

POSSOMPÈS

} Examineurs

SÉRIE A, N° 4035

N° D'ORDRE

4886

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Joseph TRAVÉ

PREMIÈRE THÈSE

Écologie et Biologie
des Oribates (Acariens) saxicoles et arboricoles

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

Soutenues le 19 février 1963 devant la Commission d'examen

MM. GRASSÉ

Président

PETIT

POSSOMPÈS

} Examinateurs



FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PROFESSEURS

Doyen ZAMANSKY

G. JULIA	T Analyse supérieure et	LEDERER	T Chimie biologique
DE BROGLIE	Algèbre supérieure	Mme DUBREIL	T Mathém. (Agrégation)
PRENANT	T Théories physiques	Mme LELONG	T Mathématiques (E.N.S.)
PERES	T Anatomie et Histologie comparées	BELLAIR	T Géologie (S.P.C.N.)
GRASSE	T Mécanique des fluides et applications	COTTE	T Physique électricité
PREVOST	T Evolution des êtres organisés	DUBOIS J.E.	T Chimie organique
CHAUDRON	T Chimie organique	LAMOTTE	T Zoologie (E.N.S.)
WYART	T Chimie appliquée	MICHEL A.	T Chimie Minérale (Orsay)
TESSIER	T Minéralogie et Cristal.	OLMER	T Energétique générale
MANGENOT	T Zoologie	ROUAULT	T Electricité (Orsay)
AUGER	T Biologie Vég. (Orsay)	GAUTHIER	T Mécanique appliquée
	T Physique quantique et	BARCHIEWITZ	T Chimie Physique
	Relativité	BROSSEL	T Physique atomique
MONNIER	T Physiologie Générale	BUSER	Physiologie comparée
PIVETEAU	T Paléontologie	CAMUS	Physiologie Vég. BMPV
ROCARD	T Physique (E.N.S.)	CASTANG	T Physique (Orsay)
CARTAN	T Mathématiques (E.N.S.)	CURIEN	T Minéralo. et Cristallog.
LAFFITTE	T Chimie générale	MOYSE	T Physiologie Végét. (Orsay)
FAVARD	T Géométrie supérieure	NOIROT	Evolution des Êtres Org.
COULOMB	T Physique du Globe	PANNETIER	T Chimie générale (Orsay)
Mlle COUSIN	T Biologie Animale (SPCN)	POSSOMPES	T Zoologie
CHRETIEN	T Chimie minérale	PULLMANN	T Chimie théorique
DRACH	T Zoologie	TEILLAC	T Physique Nucl. et Radio-
KASTLER	T Physique (E.N.S.)		activité
EPHRAÏMI	T Génétique	TONNELAT	T Biologie Physico-chim.
RIVIERE	T Géologie SPCN et sédim.	VILLE	T Econométrie
GAUTHIERET	T Biologie Vég. (P.C.B.)	WILLEMART	T Chimie (P.C.B.)
LUCAS R.	T Recherches Physiques	DODE	T Chimie (Orsay)
THOMAS A.	T Biologie cellulaire	FREYMANN	T Recherches Physiques
ARNULF	T Optique appliquée.	GUINOCHE	T Biol. Vég. SPCN (Orsay)
MORAND	T Physique Enseignement	ROLLET	T Chimie (P.C.B.)
SOLEILLET	T Physique (P.C.B.)	Mlle JOSIEN	T Chimie S.P.C.N.
FORTIER	T Mécanique exp. des Fluides	CHEVALLEY	T Géométrie algébrique et
DANJON	T Astronomie		théorie des groupes
PETIT	T Biologie maritime	ARNOULT	T Electronique (Orsay)
QUENEY	T Météorologie et dynamique	CHAPELLE	T Physique (Orsay)
	atmosphérique	DELANGE	T Mathématiques (Orsay)
GALLIEN	T Embryologie	DENY	T Mathématiques Génér. Orsay
EICHORN	T Botanique	GERMAIN	T Mécan. théor. des Fluides
DE-CUGNAC	T Biologie Végétale (SPCN)	LUCAS G.	T Géologie
Mlle CAUCHOIS	T Chimie Physique	ALLARD	T Chimie Physique
THELLIER	T Physique du Globe	NERTHELOT	T Phys. Fondamentale des
L'HERITIER	T Biologie Générale (Orsay)		Hautes Energies (Orsay)
GRIVET	T Radioélectricité (Orsay)		T Météorologie et phys. de
PONCIN	T Mécanique Générale		l'atmosphère.
DUBREIL	T Arithmétique et théorie		Psychophysique
	des Nombres	Mme ALBE-FESSARD	Physique des Solides (Ors)
QUELET	T Chimie Organique	M. JULIA	Etudes des Moléculaires
COGNARD	T Géophysique appliquée		naturelles complexes
CHAMPEFIER	T Chimie macromoléculaire	LENDER	T Biol. Animale (SPCN) Orsay
CUVILLIER	T Micropaléontologie	SIAGAT	Physico-chimie des radio-
JUNG	T Pétrographie		éléments
TRILLAT	T Microscopie et diffrac-		T Electrochimie
	tion électronique	Mlle QUINTIN	T Chimie du métabolisme
WIEMANN	T Chimie organique et struc.	MONOD	T Physiol. Anim. (Orsay)
JACQUINOT	T Spectroscopie et physique	BENOIT	T Analyse numérique
	céleste (Orsay)	DE POSSEL	T Chimie analytique
VASSY	T Physique de l'atmosphère	CHARLOT	T Radiochimie
DESTOUCHES	T Théories Physiques	HAUSSINSKY	T Physiol. Vég. BMPV (Orsay)
AMIEL	T Chimie générale	LEMEE	T Chimie M.P.C. (Orsay)
HOCART	T Minéralogie et Cristallog.	GUERIN	T Chimie (P.C.B.)
J.P. MATHIEU	T Physique (Optique)	CHATELET M.	T Physique Nucléaire (Orsay)
COUTEAUX	T Biologie animale (P.C.B.)	JEAN	T Physique S.P.C.N.
MAY	T Zoologie (Orsay)	MATTLER	Phys. Théor. des Hautes
CHOQUET	T Théorie des fonctions et	MICHEL L.	Energies (Orsay)
	Topologie		Zoologie (Orsay)
FELDMANN	T Biologie Végétale marine	BERGERARD	Electronique (Orsay)
GUINIER	T Physique des Solides (Orsay)	BERTIN	T Chimie des Radiéléments
JOST	T Physiologie comparée	BOUSSIERES	(Orsay)
FORTET	T Calcul des Probabilités et		Thermodynamique et Méc.
	Physique mathématique	Mme COUTURE	Physique
SCHWARTZ	T Calcul diff. et intégral		Géologie appli. s/le terr.
CHOUARD	T Physiologie Végétale	ELLENBERGER	Biol. Animale (P.C.B.)
MALAVARD	T Aviation (Techn. Aéronaut.)	FRANC	Botanique tropicale (Orsay)
BRELOT	T Calcul diff. et intégral	SCHNELL	Physiologie générale
NORMANT	T Synthèse organique générale	STOLKOWSKI	Chimie Biol. (Orsay)
BENARD	T Chimie Minérale	ACHER	Biologie animale P.C.B.
BUVAT	T Botanique (E.N.S.)	RAUDON	Biologie animale SPCN
DUGUE	T Statistiques Mathématiques	BEAUMONT	Géophysique Ionosphère
SOULABRAC	T Psychophysique	BLAMONT	Botanique
ULRICH	T Physiologie Végétale	BOURREAU	Physique (M.G.P.)
MARECHAL	T Optique théorique et Appl.	CURIE D.	Géologie
KIRRMANN	T Théories Chimiques	DURAND-DELGA	T Chimie organique (Orsay)
CHADEFAUD	T Botanique	PREON	Physiologie végétale
Mlle LE BRETON	T Physiologie de la nutri.	HILLER	Calcul des Probabilités
SALEM	T Mathématiques générales	TORTRAT	Géologie (S.P.C.N.)
LELONG	T Appliq. de l'analyse à la	CALLEUX	T Physique (S.P.C.N.)
	géométrie	MAGNAN	T Mécanique ondulatoire
DEVILLERS	T Anatomie et Histologie Comp.	DAUDEL	appl. à la Chim. Théor.
EHRESMANN	T Topologie Algébrique		et à la Phys. Nucléaire
FRANCON	T Physique (S.P.C.N.)		Biol. Végétale (SPCN)
GLANGEAUD	T Géographie phys. et		T Méc. Analytique
	Géologie dynamique		et Méc. céleste
GODEMENT	T Mathématiques (M.P.C.)		Physiologie Générale
PISOT	T Tech. Mathém. de la Phys.		T Microbiologie
ROCH	T Géologie	Mlle VEIL	T Mécan. Phys. et Expérim.
SCHATZMAN	T Astrophysique	LWOFF	T Métallurg. des métaux Nucl.
TERMIER	T Paléontologie stratig.	SIESTRUCK	T Physique P.C.B. (Orsay)
ZAMANSKY	T Mathématiques générales	LACOMBE	T Mécanique générale
LENNUIER	T Physique (M.G.P.)	BROCHARD	T Mathématiques MPC (Orsay)
RIZET	T Génétique (Orsay)	CABANNES	T Mécanique générale (Orsay)
ROUTHIER	T Géologie appliquée	LESIEUR	T Mécanique générale (Orsay)
Mme TONNELAT	T Physique Théorique	MAZET	Géographie phys. et Géol.
DIXMIER	T Mathématiques (M.P.C.)	CAIRE	Dynamique
SOUCHAY	T Chimie générale		Mécanique des Fluides
AIORAIN	T Electrotechnique génér.	COMOLET	Physiologie Animale
BRUSSET	T Chimie systématique	CORABEUF	Physique de l'atmosphère
M. LEVY	T Physique théorique des	DELLOUE	Botanique II (Orsay)
	hautes énergies (Orsay)	GORENFLOT	Biot. Végétale P.C.B.
Mme CHADX	T Chimie biologique	HOULLON	Chimie P.C.B.
Mme HUREL-PY	T Biologie Végétale (PCB)	JULLIEN J.	Tech. Math. de la Phys.
PLAUX	T Chimie (M.P.C.)	MALGRANGE	Antropologie
BRUN	T Mécan. théorique des	OLIVIER	T Botanique II (Orsay)
	Fluides	NOZERAN	Physique ENS. (Orsay)
		BLANC-LAPIERRE	

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS	1
PREMIÈRE PARTIE	
GÉNÉRALITÉS ET MILIEU	
I. INTRODUCTION	5
A. <i>Historique</i>	5
B. <i>Délimitation du sujet</i>	6
C. <i>Intérêt de l'habitat saxicole et arboricole</i>	7
II. MÉTHODES ET TECHNIQUES	9
A. <i>Mesure des facteurs physiques</i>	9
1. <i>Température</i>	9
2. <i>Degré hygrométrique</i>	9
3. <i>pH</i>	9
B. <i>Récolte des prélèvements</i>	10
C. <i>Procédés d'extraction</i>	11
1. <i>Triage à la main</i>	11
2. <i>Méthodes sélectives</i>	12
3. <i>Méthodes de lavage</i>	13
4. <i>Conclusions</i>	15
D. <i>Étude quantitative</i>	17
E. <i>Étude qualitative</i>	17
1. <i>Préparations</i>	17
2. <i>Importance de la systématique en écologie</i>	18
3. <i>Importance des immatures</i>	20
F. <i>Étude écologique</i>	21
1. <i>Fréquence</i>	21
2. <i>Abondance</i>	21
3. <i>Coefficient d'affinité cénotique</i>	22
III. LE MILIEU	23
A. <i>Géographie</i>	23
B. <i>Géologie</i>	26

C.	<i>Climatologie</i>	26
1.	Climat général des Pyrénées-Orientales	26
2.	Pluviosité	29
3.	Humidité de l'air	31
4.	Température	32
5.	Vent	34
6.	Insolation et nébulosité	37
D.	<i>Végétation</i>	38
IV.	LES CONDITIONS DE VIE DANS LES MILIEUX SAXICOLES ET ARBORICOLES	41
A.	<i>Généralités</i>	41
B.	<i>Les milieux saxicoles</i>	43
1.	Les rochers nus	43
a)	La température sur les rochers nus	43
b)	Caractéristiques hygrométriques des rochers nus	50
c)	La nourriture sur les rochers nus	54
2.	Les épilithes	54
a)	Les types d'épilithes	54
b)	La température dans les épilithes	57
c)	Les caractéristiques hygrométriques dans les épilithes	61
d)	La nourriture dans les épilithes	64
e)	Le pH dans les épilithes	64
C.	<i>Les milieux arboricole et corticicole</i>	65
1.	Les écorces	65
a)	Caractères particuliers des écorces	65
b)	La température sur les écorces	66
c)	Caractéristiques hygrométriques des écorces	68
d)	La nourriture sur les écorces	68
2.	Les épiphytes	68
D.	<i>Comparaisons avec les milieux édaphiques</i>	70
E.	<i>Conclusions</i>	72
V.	LES DIFFÉRENTES BIOCÉNOSES SAXICOLES ET ARBORICOLES	73
A.	<i>Les phytophages, les xylophages, les floricoles et leurs prédateurs</i>	73
B.	<i>La microfaune aquatique des épiphytes et des épilithes.</i>	74
1.	Les Protozoaires	75
2.	Les Rotifères	75
3.	Les Tardigrades	76
4.	Les Nématodes	77
5.	Oligochètes et Turbellariés	77
6.	Caractères généraux	77
C.	<i>La microfaune et la faune terrestre des épilithes</i>	79
1.	Les Mollusques	79
2.	Les Insectes	80
a)	Les Psoques	80
b)	Les Fourmis	81
3.	Animaux divers	82

D. <i>Les microarthropodes essentiels des milieux saxicoles et arboricoles</i>	83
1. Les Collemboles	83
2. Les Acariens	84
a) Les Mesostigmata	84
b) Les Prostigmata	85
c) Les Acarididae	86
d) Les Oribates	87

DEUXIÈME PARTIE

ÉCOLOGIE DES ORIBATES SAXICO-ARBORICOLES

I. INTRODUCTION	93
II. CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DE LA FAUNE SAXICO-ARBORICOLE DANS LA FORÊT DE LA MASSANE, ET COMPARAISONS AVEC LA FAUNE DU SOL	95
A. <i>Résultats globaux</i>	95
B. <i>Considérations faunistiques</i>	97
C. <i>Comparaisons quantitatives</i>	99
D. <i>Les milieux intermédiaires</i>	102
III. RÉPARTITION DANS LA RÉGION DE LA MASSANE DES ORIBATES SAXICO-ARBORICOLES	105
A. <i>Généralités</i>	105
1. Rôle du substrat	105
2. Rôle de l'habitat	108
3. Caractéristiques écologiques générales	109
a) Fréquence	109
b) Abondance	111
c) Coefficient d'affinité cénotique	113
B. <i>Les différents peuplements saxico-arboricoles de la région de la Massane</i>	116
1. Peuplements simples	117
a) Le peuplement des Lichens crustacés saxicoles	118
b) Le peuplement des Lichens crustacés arboricoles	119
c) Le peuplement des Lichens et Mousses peu développés dans les lieux exposés	122
d) Le peuplement des Lichens et Mousses peu développés en sous-bois	124
e) Le peuplement des Lichens et Mousses sur substrat vertical humidifiable	125
f) Le peuplement des Lichens épais dans les endroits exposés	128
2. Peuplements complexes	130
a) Le peuplement des lieux découverts ensoleillés	130
b) Le peuplement des lieux découverts non ensoleillés	134

c) Le peuplement des milieux ombragés en sous-bois	136
α) Peuplement des milieux peu denses.	136
β) Peuplement des milieux denses	138
3. Les milieux immergés	141
IV. LES PEUPLEMENTS SAXICO-ARBORICOLES HORS DE LA MASSANE.	143
A. <i>La répartition des Oribates avec l'altitude. Comparaisons quantitatives entre la Massane, Banyuls-sur-Mer et la haute montagne</i>	143
B. <i>Les peuplements saxico-arboricoles dans la région de Banyuls</i>	148
1. Les Oribates du trottoir	148
2. Les peuplements halophiles des rochers nus	148
3. Les peuplements non halophiles des rochers nus ...	148
4. Les peuplements des rochers des garrigues côtières.	150
5. Les peuplements des zones boisées	150
6. Les peuplements arboricoles isolés	151
C. <i>Les peuplements saxico-arboricoles en haute montagne</i> ..	152
1. Les peuplements des rochers nus	152
2. Les peuplements des épilithes dans la zone alpine ..	152
3. Les peuplements des épilithes dans la zone subalpine.	152
D. <i>Comparaisons faunistiques entre les trois types de région.</i>	154
E. <i>Les peuplements saxico-arboricoles dans d'autres régions.</i>	156
1. Autres hêtraies	157
a) La forêt de la Sainte-Baume (Var)	157
b) La forêt de Fontainebleau	157
2. Autres régions méridionales	157
a) Les Corbières	157
b) La Côte d'Azur	158
c) Les Iles Columbretes	158
3. Comparaison avec d'autres travaux	159
V. CONCLUSIONS	163

TROISIÈME PARTIE

MORPHOLOGIE ET BIOLOGIE DES ORIBATES SAXICO-ARBORICOLES

I. INTRODUCTION	169
II. CARACTÉRISTIQUES FAUNISTIQUES DES ORIBATES SAXICO-ARBORICOLES	171
A. <i>Oribates inférieurs</i>	171
B. <i>Oribates supérieurs</i>	173
1. Les Opsiophérédermes	173
2. Les Euphérédermes	174
3. Les Aphérédermes	175
a) Les Pycnonotiques	176
b) Les Poronotiques	178

III. CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES DES ORIBATES SAXICO-ARBORICOLES	183
A. <i>Forme et allure générale</i>	183
B. <i>Taille</i>	184
C. <i>Dimorphisme sexuel</i>	184
D. <i>Le cérotégument</i>	188
E. <i>Les téguments proprement dits</i>	189
F. <i>Caractères du prodorsum</i>	189
G. <i>Le gnathosoma</i>	192
H. <i>Les pattes</i>	192
IV. CARACTÉRISTIQUES ÉTHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES DES ORIBATES SAXICO-ARBORICOLES	199
A. <i>Caractères généraux</i>	200
1. <i>Activité et résistance aux facteurs microclimatiques.</i>	200
2. <i>Régime alimentaire</i>	204
3. <i>Reproduction et développement</i>	206
B. <i>Étude de quelques cas particuliers</i>	209
1. <i>Espèces non spécialisées du point de vue alimentaire.</i>	209
2. <i>Espèces lichénophages</i>	210
3. <i>Espèces pollinivores</i>	215
RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES	221
ANNEXES	227
I. <i>Liste des espèces récoltées à la Massane</i>	229
II. <i>Liste des prélèvements</i>	235
BIBLIOGRAPHIE	259



Digitized by the Internet Archive
in 2026

AVANT-PROPOS

Le premier travail important sur les microarthropodes du sol paru en France a été celui de C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, « Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux » publié en 1951. P. CASSAGNAU vient de terminer (1961) une thèse sur l'écologie des Pyrénées centrales (basée sur les Collemboles du sol et de ses annexes). Ces travaux s'appuient tous deux sur le même groupe zoologique, les Collemboles, mais n'en sont pas moins très différents dans leur but. Le premier avait un programme très large dont l'intérêt principal était de mettre l'accent sur l'importance et la complexité des problèmes relatifs à la biologie du sol. Le deuxième porte sur un sujet précis, bien délimité et traité dans le plus grand détail. A ces deux travaux sur les microarthropodes proprement dits, nous pouvons ajouter deux ouvrages qui sont très liés au problème du sol : « l'écologie et le peuplement entomologique des sables vifs du Sahara Nord occidental » par F. PIERRE (1958) et « les Coléoptères du sol » par H. COIFFAIT (1959).

Les Coléoptères et les Collemboles sont des groupes zoologiques importants dans le sol, mais il en est un encore plus important qualitativement et quantitativement, celui des Acariens. Dans ce groupe, qu'il convient de considérer comme un super-ordre, sinon comme une classe, l'ordre des Oribates joue un des premiers rôles dans la biologie du sol. Les Oribates se rencontrent partout et le plus souvent en très grand nombre. Or, dans notre pays, aucun travail de faunistique générale ou d'écologie ne porte sur les Oribates, alors que le plus grand nombre et les plus importants travaux de systématique et de morphologie qui paraissent depuis trente ans sur ces Acariens sont publiés en France par F. GRANDJEAN. Passionné par leur étude et les admirables résultats obtenus par GRANDJEAN, grâce à des analyses morphologiques précises et rigoureuses, c'est sur ces arthropodes que j'ai fait porter mes efforts. Tout d'abord, j'ai voulu étudier les Oribates du sol de la forêt de la Massane, mais, pour des raisons exposées plus loin, j'ai finalement choisi l'étude des faunes saxicoles et arboricoles. Les Mousses, les Hépatiques, les Lichens qui croissent sur les rochers et les arbres sont des annexes importantes du sol. Aucun travail d'ensemble n'a été fait sur les faunes de microarthropodes qu'elles abritent. C'est cette lacune que j'ai essayé de combler en partie, d'autant plus que les Oribates en sont, plus qu'ailleurs peut-être, l'élément principal, celui qui a su s'adapter avec le plus d'efficacité aux conditions de vie rigoureuse auxquelles y est soumise la faune.

Nombreux sont ceux qui au cours de ce travail m'ont apporté aide et encouragements. Je suis heureux, aujourd'hui, de pouvoir exprimer à tous, ma profonde reconnaissance.

Qu'il me soit permis de remercier tout d'abord M. le Professeur G. PETIT, Directeur du Laboratoire Arago, qui m'a ouvert les portes de cet établissement où j'ai bénéficié des meilleures conditions de travail. Il m'a toujours donné de judicieux conseils et porté un intérêt constant à mes recherches.

M. C. DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Professeur à la Faculté de Sciences de Nancy, longtemps Sous-Directeur du Laboratoire Arago, m'a engagé dans les recherches sur la microfaune du sol. Ses vastes connaissances dans ce domaine en font le guide le plus sûr. Son enthousiasme, son dévouement et sa gentillesse ont été un encouragement constant pour moi.

Toute ma gratitude va à M. F. GRANDJEAN, Membre de l'Institut, qui m'a initié à la science des Oribates et des Acariens qu'il connaît si bien. Ses conseils et son aide m'ont été infiniment précieux tout au long de ce travail, et il m'a toujours accueilli dans son laboratoire avec la plus grande affabilité.

Je remercie aussi M. le Professeur A. VANDEL, Membre de l'Institut, qui m'a accueilli au laboratoire d'Orédon, où j'ai été reçu chaleureusement par M. le Professeur E. ANGELIER et tous mes amis toulousains.

Madame P. ALLORGE, du laboratoire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire naturelle de Paris et M. G. CLAUZADE, Professeur à Apt, m'ont déterminé respectivement mes Muscinées et mes Lichens. Qu'ils en soient remerciés.

Que tous mes amis du Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer, si nombreux, m'excusent de ne pouvoir les nommer. Je les remercie tous ensemble pour l'intérêt qu'ils ont pris à mes recherches et les services qu'ils m'ont rendus à divers titres, chercheurs ou techniciens. Je citerai seulement MM. Y. COINEAU, Assistant, qui a réalisé les belles figures 24 et 45, H. DANOY, Dessinateur au C.N.R.S., qui a fait avec le plus grand soin les cartes, les schémas et les graphiques, J. CAVILLE qui s'est chargé des photographies ainsi que Madame Y. COINEAU, Assistante, qui s'est occupée de l'impression. Je n'aurai garde d'oublier ma femme et le personnel de la bibliothèque qui ont fait dans ce travail la part ingrate de la dactylographie du manuscrit.

Je remercie enfin M. le Professeur P.-P. GRASSÉ, Membre de l'Institut, qui m'a fait le grand honneur de présider mon jury de thèse et M. le Professeur B. POSSOMPÈS qui a bien voulu accepter d'en faire partie.

PREMIÈRE PARTIE

GÉNÉRALITÉS ET MILIEU

I. INTRODUCTION

A. HISTORIQUE

Si en France, l'écologie et la faunistique des microarthropodes du sol ont été négligées et n'ont pas fait l'objet, jusqu'à présent, de nombreux travaux, il n'en a pas été de même à l'étranger où depuis longtemps ces études attirent les chercheurs. Parmi les premiers travaux nous devons citer celui de BORNEBUSCH (1930) au Danemark. Depuis une trentaine d'années, ils se sont multipliés. Ils concernent, soit un seul groupe systématique important comme les Collembolés (AGRELL, 1941; GISIN, 1943) ou les Oribates (STRENZKE, 1952), ou bien souvent les deux à la fois (M. HAMMER, 1937, 1944; FORSSLUND, 1943; HAARLOV, 1960). Ce sont des études quantitatives et qualitatives qui portent, soit sur une région géographique déterminée, soit sur une formation végétale. Les pays nordiques ont donné le plus grand nombre de ces monographies, et plus particulièrement le Danemark et la Suède. L'Allemagne et surtout l'Autriche, avec les écoles de FRANZ et de KÜHNELT sont également bien représentées. En Autriche, la majeure partie des recherches porte sur la région alpine (FRANZ, 1943; FRANZ et BEIER, 1948) ou sur des milieux particuliers, comme par exemple les terres salées des environs du lac de Neusiedl (SCHUSTER, 1959). En Angleterre, la plupart des travaux intéressent les sols cultivés ou les pâturages. Il en est de même aux U.S.A. et en U.R.S.S. où, malgré le développement scientifique de ces deux pays, l'étude des microarthropodes du sol est relativement peu avancée. Depuis ces dernières années se manifeste une tendance à limiter les sujets à une formation végétale (KARPPINEN, 1955), à une région géographique bien définie (DALENIUS, 1960), à des sols de structures différentes mais comparables (RIHA, 1951).

Il n'est pas dans notre intention de donner un inventaire complet des publications sur les microarthropodes du sol. Elles sont extrêmement nombreuses et chaque année leur développement est plus grand.

Les annexes du sol n'ont pas fait l'objet d'études particulières. DELAMARE DEBOUTTEVILLE aborde la question au sujet des sols suspendus, des termitières abandonnées, et des arbres en décomposition. Il évoque aussi la possibilité, pour les animaux du sol, d'utiliser les troncs d'arbres pour peupler les sols suspendus (1951, pp. 220 à 224). GISIN (1943), CASSAGNAU (1961) pour les Collembolés, STRENZKE (1952) et KLIMA (1959) pour les Oribates,

consacrent un chapitre aux associations saxicoles ou arboricoles. Pour le reste, ce ne sont que des notes éparses, des citations dans des travaux de systématique ou de faunistique générale. Pourtant les problèmes posés par cette faune saxicole et arboricole sont nombreux et importants. Il convient de savoir si cette faune est foncièrement différente de la faune proprement dite du sol, d'en connaître les éléments caractéristiques, de préciser les conditions de vie auxquelles elle est soumise, de dégager les facteurs principaux qui conditionnent sa présence et limitent son extension, de voir enfin si les animaux qui la composent présentent des adaptations particulières. C'est à ces différents problèmes que nous nous sommes intéressé.

B. DÉLIMITATION DU SUJET

Nous ne nous sommes attaché dans notre travail qu'à la seule étude des Oribates, et nous nous bornerons, dans un chapitre, à signaler quels sont les différents groupes zoologiques que l'on trouve avec eux et quelle est leur importance respective. Nous ne donnerons des précisions supplémentaires que pour les Collemboles. Les Oribates et les Collemboles sont d'ailleurs très souvent les seuls animaux rencontrés dans ces prélèvements. Nous n'avons pas étudié, en particulier, certains groupes comme les Protozoaires, les Nématodes, les Tardigrades ou les Rotifères, qui demandent des méthodes d'extraction très différentes de celles qui sont utilisées pour les microarthropodes.

Sous la dénomination d'Oribates saxicoles, nous entendons : 1° Ceux qui déambulent sur les rochers nus, qui peuvent se trouver dans des interstices peu profonds de la roche, d'une manière permanente ou à une époque déterminée de leur vie ou de l'année, ou accidentellement. 2° Ceux qui vivent ou qui s'abritent, toujours, à une époque déterminée de leur vie ou de l'année, ou accidentellement, dans les Mousses, Lichens, Hépatiques et Phanérogames qui couvrent les parois rocheuses verticales, horizontales ou obliques.

Quelques prélèvements ont été aussi effectués sur les murs, les murettes et les toits. Sur les dalles horizontales près du sol, ou dans de grandes fentes de rochers qui permettent une accumulation importante de terre et d'humus, on passe à des biotopes qui sont des sols primaires ou des sols squelettiques (lithosols), ayant plus d'affinités avec les sols proprement dits qu'avec les milieux saxicoles faisant l'objet de ce travail. Les faunes s'y mélangent et ce sont des milieux intermédiaires qui ne peuvent apporter de renseignements précis. Nous nous bornerons à en donner quelques exemples.

Sous la dénomination d'Oribates arboricoles, nous comprenons :

1° Ceux qui vivent ou peuvent se rencontrer sur le tronc, les branches des arbres, ou directement sous les écorces. 2° Ceux qui vivent ou peuvent se rencontrer dans les Mousses, les Hépatiques et les Lichens qui couvrent les troncs ou les branches des arbres. Les épais tapis de Mousses ou d'Hépatiques qui se trouvent à la base des gros troncs entre les racines, sont aussi des milieux intermédiaires où la faune arboricole proprement dite se mêle aux muscicoles du sol. Pour cette raison ils n'ont pas été étudiés en détail. La faune arthropodienne très intéressante qui vit dans les bois en décomposition, c'est-à-dire

dans des complexes saproxyliques, est à peine évoquée, et nous signalerons seulement son extrême originalité. Elle pourrait à elle seule faire l'objet d'un important travail.

Le milieu étudié étant ainsi délimité, il était également nécessaire de restreindre géographiquement la région prospectée. Nous avons analysé en détail la forêt de la Massane dans les Albères et ses environs immédiats, c'est-à-dire les crêtes rocheuses qui l'entourent. C'est aussi



FIGURE 1. — Régions prospectées en Europe.

dans cette région qu'ont été faits un grand nombre de prélèvements au sol qui nous ont permis de comparer la faune du sol aux faunes saxicole et arboricole. Il était intéressant aussi de connaître la faune saxicole et arboricole de régions géographiquement et physiquement différentes, pour savoir dans quelle mesure les facteurs physiques et les facteurs climatiques en particulier influent sur la composition de cette faune. Pour cela de nombreux prélèvements ont été faits dans la région de Banyuls-sur-Mer d'une part, dans le Massif du Carlite (Font-Romeu, Les Bouillouses), d'autre part. Il est évident que l'étude faunistique d'un même milieu, dans trois régions aussi différentes, doit permettre des comparaisons valables et intéressantes. De plus, la proximité de ces trois régions permet de négliger les facteurs biogéographiques. Nous avons étudié quelques prélèvements provenant de régions plus éloignées : Massif de la Sainte-Baume, Côte d'Azur, Massif de Fontainebleau, Corse, Majorque, Iles Columbrètes, etc... Ces prélèvements ont permis des comparaisons utiles (fig. 1).

C. INTÉRÊT DE L'HABITAT SAXICOLE ET ARBORICOLE

L'intérêt de ce milieu n'est pas seulement de n'avoir jamais fait jusqu'à présent l'objet d'un travail d'ensemble. Le nombre

d'espèces y est beaucoup moins élevé que dans le sol, donc les problèmes posés par la systématique moins absorbants.

De plus, il permet de faire en quelque sorte de l'expérimentation sur le terrain. Les facteurs abiotiques qui agissent sur une biocénose sont toujours nombreux, et dans le sol, il est très difficile de mettre en évidence l'action de tel ou tel facteur car on ne peut le faire varier, le modifier facilement tout en laissant aux autres facteurs une valeur constante. Jusqu'à un certain point cela est possible avec l'habitat qui nous intéresse. Par exemple il est possible de voir si, dans une même région, la faune est la même dans deux Mousses semblables qui vivent l'une sur des rochers calcaires, l'autre sur des rochers siliceux, dans des conditions identiques d'orientation, d'éclairement, de température, etc. S'il y a une différence, nous pourrions dire qu'elle est directement ou indirectement provoquée par la différence du substrat. Sur un même rocher, il sera possible de saisir l'importance de différents facteurs tels que l'orientation (influant directement sur la température et l'hygrométrie) ou bien de comparer les différents habitats qui s'y trouvent : Lichen crustacé, Lichen foliacé, petites Mousses, grandes Mousses, Macrophytes, etc. Des indications intéressantes seront données si, au contraire, on compare la microfaune de deux Parméliacées, l'une à Banyuls-sur-Mer, sur des phyllades ou des schistes à sérinite de la garrigue littorale, l'autre à la Portaille de la Grave, dans le massif du Carlitte à 2 400 m sur des schistes géologiquement identiques et dans la même orientation.

Un grand nombre « d'expériences » de ce genre doivent permettre de mettre en évidence, dans l'ensemble des facteurs abiotiques qui agissent sur la biocénose, ceux qui sont importants et ceux qui sont secondaires. L'analyse, dans le sol, des facteurs abiotiques est encore plus difficile et la complexité des biocénoses du sol interdit généralement tout essai d'interprétation. La relative simplicité de la composition des biocénoses de certains habitats saxicoles et arboricoles, nous permet d'en suivre l'évolution avec davantage de succès.

II. MÉTHODES ET TECHNIQUES

A. MESURE DES FACTEURS PHYSIQUES

1° TEMPÉRATURE

Pour mesurer les températures dans les Mousses, les Lichens, dans les écorces ou dans les fentes de rocher, nous avons presque toujours utilisé des thermistances avec un galvanomètre à pile Metrix. Les avantages des thermistances sont multiples. L'inertie de la sonde est négligeable, et la stabilisation rapide lorsque la température ne varie pas constamment. On peut ainsi faire de nombreuses mesures. La partie sensible de l'appareil est très petite, et on sait exactement à quel endroit on prend la température. La petite taille de la sonde permet enfin de la glisser facilement dans des fentes de rochers, sous des écorces, entre des crampons de Lichens, etc... Le seul inconvénient de cet appareil est son poids et son encombrement sur le terrain. On peut lui reprocher également de ne pas donner une lecture directe, et de ne pas avoir une précision de l'ordre du dixième de degré. En biologie terrestre, une telle précision est inutile et le demi-degré largement suffisant, surtout si l'on tient compte de l'amplitude des variations dans les milieux étudiés.

La température de l'air a toujours été mesurée avec un psychromètre fronde.

2° DEGRÉ HYGROMÉTRIQUE

Les psychromètres et microhygromètres utilisés pour des mesures de microclimat sont aussi nombreux que divers (R. CHAUVIN, 1957). Aucun de ces appareils ne permet malheureusement l'étude précise du degré hygrométrique sous des Mousses ou des Lichens de quelques millimètres d'épaisseur.

Ces appareils sont toujours trop gros, et il faut perturber le milieu pour les mettre en place. Leur inertie est toujours assez considérable et la mesure ne peut être effectuée rapidement comme celle de la température avec une thermistance. Les résultats obtenus sont toujours entachés d'erreurs importantes qui leur enlèvent toute signification. Quand le milieu le permet, nous employons le microhygromètre de GOILLOT, qui donne de bons résultats, pour les épais tapis de Mousses par exemple.

Pour l'humidité de l'air, nous avons utilisé le même psychromètre fronde que pour la température.

3° pH

Toutes les mesures de pH ont été effectuées, soit avec des indicateurs colorés, soit avec un appareil électrique au laboratoire. Sur le terrain nous avons utilisé le pH mètre de PONSSELLE.

B. RÉCOLTE DES PRÉLÈVEMENTS

Les prélèvements de sol sont faciles à effectuer. On utilise généralement des cylindres métalliques à bords coupants (MAC FADYEN, 1953), qui permettent d'obtenir des échantillons d'un volume constant utilisables pour des recherches quantitatives. Sur les rochers, les murs, ou les troncs d'arbres, il est impossible de récolter des prélèvements pouvant être comparés les uns aux autres. Les comparaisons seront forcément approximatives. Ni le volume ni le poids ne peuvent être choisis comme unité de mesure pour des milieux aussi différents qu'un thalle de Lichen et un coussinet de Mousses, ou même qu'un Lichen foliacé (*Parmelia* par exemple), et un Lichen crustacé (*Pertusaria* par exemple). Ces difficultés, qui s'ajoutent à celles, habituelles, des méthodes d'extractions, ne nous ont pas permis de faire une étude quantitative précise et rigoureuse de ce milieu.

Nous avons utilisé plusieurs méthodes de prélèvements adaptées aux caractéristiques particulières des différents habitats. 1° Sur les rochers nus, les troncs d'arbres lisses, les murs ou les murettes, nous avons fait de nombreuses récoltes directes au pinceau. Ce procédé ne permet que la récolte d'animaux d'une certaine taille, et dont la couleur tranche avec celle du substrat; elle permet d'avoir des renseignements sur le comportement des animaux *in situ*, sur leur période d'activité par exemple. 2° Les récoltes directes sont toujours suivies du brossage de la paroi rocheuse nue ou de l'arbre lisse. Cette opération est effectuée à l'aide d'une petite brosse dure, avec laquelle la paroi est brossée systématiquement. Le produit du brossage est recueilli sur une plaque de métal rebordée, et de là, mis en tube. Un tel procédé ne peut être réalisé que sur des parois relativement sèches. Dans le cas contraire, des animaux peuvent s'agglutiner aux poils de la brosse ce qui ne permet pas des brossages successifs sur des milieux différents. Quoique imparfaite, cette méthode est celle qui nous a paru la meilleure pour les microarthropodes. Nous avons essayé aussi le procédé recommandé par CHAUVIN et LEPOINTE (1954), qui consiste à appliquer sur la paroi rocheuse ou sur le tronc d'arbre une compresse d'ouate imbibée d'eau chloroformée. Ces auteurs ont obtenu par ce procédé d'excellents résultats sur les tilleuls. Les animaux sont emprisonnés dans les filaments de l'ouate et recueillis au laboratoire. Nous n'avons pu utiliser ce procédé couramment. En effet sur le terrain, il serait nécessaire d'avoir autant de compresses d'ouate que de prélèvements à réaliser; le triage des animaux récoltés ne peut pas en effet être fait sur le terrain étant donné la petite taille de la plupart des espèces. Avec une seule compresse le mélange de faune serait inévitable. De plus le triage au laboratoire d'une dizaine ou d'une quinzaine de compresses d'ouate est une opération longue et fastidieuse, car il faut examiner minutieusement toute la surface de la compresse à la loupe binoculaire et démêler les petites larves ou les nymphes qui sont emprisonnées dans les filaments de l'ouate.

Les Oribates et les Collemboles n'échappent pas au brossage, car les sauts que peuvent faire les plus agiles d'entre eux sont de faible étendue, relativement à la surface du plateau métallique utilisé. Une telle méthode ne pourrait être utilisée pour la recherche des insectes ailés.

3° Pour les branches d'arbres, un certain nombre de battages ont été réalisés à l'aide du parapluie japonais. Inutilisable lui aussi pour des recherches quantitatives (LEPOINTE, 1956), il donne des résultats satis-

faisants au point de vue qualitatif, du moins pour les Oribates. Son intérêt réside dans le fait que l'on peut, au cours d'une seule sortie, prospecter de nombreuses espèces d'arbres différentes. Il faut prendre la précaution de bien brosser le tissu après chaque battage, car les Oribates s'accrochent énergiquement avec leurs griffes, et, là encore, les mélanges de faunes sont à craindre.

4° Ces méthodes sont utilisées pour les substrats nus ou recouverts d'une maigre végétation. Le plus grand nombre d'échantillons, Mousses, Hépatiques, Lichens ou Phanérogames, sont prélevés pour être étudiés au laboratoire. Ils sont simplement enfermés dans des sacs de polyéthylène dans lesquels ils se conservent très bien pendant plusieurs jours. Les Lichens crustacés comme les *Pertusaria*, sont tantôt grattés au couteau, tantôt récoltés avec le support lui-même, éclat de rocher ou écorce d'arbre.

Au laboratoire, la faune de ces échantillons peut être extraite de plusieurs façons que nous allons analyser avec plus de détail.

C. PROCÉDÉS D'EXTRACTIONS

La littérature concernant les différentes méthodes d'extraction des microarthropodes du sol est extrêmement abondante. Au cours d'un colloque, organisé par le Comité de Zoologie du sol de la Société internationale de la Science du sol, qui s'est tenu à Harpenden (Angleterre) en 1958, cette question a fait l'objet d'une section presque entière. De nombreux rapports y ont été présentés (A. MACFADYEN, N. HAARLOV, F. RAW, P. W. MURPHY, etc...) qui venaient s'ajouter aux nombreuses publications précédentes. Nous avons fait aussi quelques expériences personnelles sur des Mousses saxicoles en particulier.

Les différentes méthodes se divisent en trois grands groupes :

- a) triage direct sous la loupe binoculaire;
- b) méthodes sélectives qui utilisent les tactismes des animaux (A. BERLESE, 1905; A. TULLGREN, 1918; J. FORD, 1937; N. HAARLOV, 1947; A. MACFADYEN, 1953);
- c) méthodes de lavages, mécaniques (W. R. S. LADELL, 1936; G. SALT et F. S. HOLLICK, 1944; A. H. STRICKLAND, 1945; P. RAW, 1955; D'AGUILAR, BÉNARD et BESSARD, 1957).

Aucune de ces méthodes n'est parfaite et nous allons passer rapidement en revue leurs avantages et leurs inconvénients respectifs.

1° TRIAGE À LA MAIN

Le triage à la main sous la loupe binoculaire est long et fatigant. Malgré toutes les précautions que l'on peut prendre, des animaux peuvent s'enfuir pendant l'opération, par exemple les Collemboles les mieux adaptés au saut (*Entomobrya*, *Lepidocyrtus*, etc...) ou les Acariens également sauteurs (*Nanorchestes*). Ces animaux sauteurs sont également très difficiles à saisir.

Le triage direct, s'il doit être abandonné en tant que méthode de recherche systématique sur l'ensemble des échantillons, est à notre avis indispensable sur une petite partie de l'échantillon. C'est le seul procédé qui permette de se rendre compte de ce que

font les animaux dans leur milieu. Si, pour les prélèvements de sol, il est difficile de ne pas troubler les animaux par les opérations de récoltes, dans les prélèvements saxicoles et arboricoles, il est très facile d'apporter au laboratoire des Lichens ou des Mousses avec leur support, sans que la faune qui les habite soit trop dérangée. Il est alors possible de trier une petite portion de l'échantillon sous la loupe binoculaire. De telles observations donnent bien souvent des indications plus intéressantes que des comptages précis après une extraction à l'appareil de BERLESE.

Ces animaux, dont la taille dépasse rarement le millimètre, sont dans leur tapis de Mousses comme un Mammifère dans une forêt. Si on veut connaître leur comportement, seule l'observation à la loupe binoculaire donnera satisfaction. Un seul exemple montrera l'intérêt d'un tel triage : dans un tapis de Mousses sur rocher d'une épaisseur de 2 à 3 cm, on distingue en fait trois parties différentes, la partie supérieure verte, très aérée, puis une zone beaucoup plus dense, de couleur brune, et enfin les rhizoïdes de la Mousse dans lesquels sont pris des grains de sable, de la terre, de l'humus. Pour la microfaune, il s'agit de trois milieux différents : dans la partie verte supérieure se trouvent surtout les grandes espèces d'Oribates appartenant aux genres *Spherozetes*, *Parachipteria*, *Chamobates*, *Eremaeus* et des Collemboles de la famille des *Entomobryidae*. Dans la partie brunâtre dominant nettement des Oribates comme *Tectocephus velatus* et *Caleremaeus monilipes* qui sont des espèces de taille moyenne et un Collembole très abondant, *Xenylla*. Dans la troisième partie enfin, les Oribates les plus communs sont les espèces nombreuses et communes des genres *Oppia* et *Brachychthonius*. Dans l'appareil de BERLESE, tous ces animaux se retrouvent ensemble alors qu'en fait ils vivent dans des milieux différents, bien qu'il n'y ait pas entre ces trois zones, de frontière infranchissable. Le triage à la main sous la loupe binoculaire permet aussi de retrouver les quelques espèces qui ne sont pas extraites du prélèvement par l'appareil de BERLESE.

2° MÉTHODES SÉLECTIVES

Les appareils qui tirent parti des tropismes des microarthropodes sont sélectifs, mais moins qu'on pourrait s'y attendre. Des animaux qui ne craignent pas de s'exposer au soleil sur les rochers nus comme les *Saxicolestes* tombent quand même dans les tubes d'alcool. Il n'en est pas moins vrai que certaines espèces et surtout des larves et des nymphes restent et meurent dans le prélèvement. Cela est connu depuis longtemps pour les larves et les nymphes d'Oribates de la famille des *Phthiracaridae*, qui vivent dans des galeries creusées dans du bois ou des brindilles. Ces jeunes ne bougent pratiquement pas. Leurs pattes sont très courtes relativement au reste du corps. Ils meurent donc sur place, et sont rarement obtenus par ces méthodes. Les stases immatures d'autres familles comme les *Carabodidae* et les *Liacaridae*, dont l'aspect rappelle beaucoup celui des *Phthiracaridae* et qui vivent dans des conditions très voisines sont dans le même cas.

Ces appareils ont un énorme avantage pour eux : on place le prélèvement sur le tamis, et on n'a plus qu'à attendre que la faune descende dans l'entonnoir et tombe dans le tube collecteur. L'extrac-

tion se fait toute seule et on obtient les animaux en parfait état, fixés dans l'alcool à 75°. Si on veut recueillir des animaux vivants, on remplace l'alcool par du papier buvard imbibé d'eau, et le résultat est également excellent. C'est à cause de cet avantage que la plupart des chercheurs préfèrent utiliser cet appareil plutôt que les méthodes de lavage.

Depuis sa découverte par BERLESE, cet appareil a subi de nombreuses modifications, et nous avons cité plus haut les auteurs qui ont apporté les principales. On a remplacé le cylindre d'eau chaude qui entourait l'entonnoir de BERLESE par des lampes électriques, puis des résistances. On a placé les appareils en batteries, et on a essayé de construire des appareils qui travaillent toujours dans les mêmes conditions de température et d'hygrométrie. Malgré tout cela les résultats sont très difficiles à comparer car les facteurs variables sont nombreux. Suivant qu'un prélèvement est plus ou moins humide par exemple, le processus de dessiccation sera différent, et même si l'extraction se fait de la même façon et si la faune est la même dans les deux prélèvements, les résultats seront différents. Dans un sol gorgé d'eau, la microfaune aura beaucoup plus de mal à s'enfoncer dans les couches profondes que dans un sol moyennement humide. Beaucoup de larves et de nymphes en particulier n'auront pas le temps de s'enfoncer et seront tuées sur place. La microfaune est habituée à un dessèchement naturel. D'autres éléments souvent inattendus peuvent intervenir. Un voile de champignon peut se développer par exemple entre les mailles du tamis et emprisonner la faune au-dessus de celui-ci. Ce phénomène a lieu lorsque le prélèvement est humide, et l'aération insuffisante au niveau du tamis. Nous avons pu observer un jour un incident plus curieux : étonné de la pauvreté d'un prélèvement, nous examinâmes avec attention le tamis, puis l'intérieur de l'entonnoir. Nous vîmes alors avec surprise qu'une astucieuse petite araignée avait tissé sa toile à l'endroit le plus étroit de l'entonnoir où celui-ci est soudé à un tube de cuivre dans lequel est placé le récipient collecteur. Cette concurrente inattendue avait apprécié les avantages de l'appareil de BERLESE. Cette petite anecdote nous montre combien diverses, imprévues et bien souvent dissimulées sont les causes d'erreurs dont peut être victime l'utilisateur d'appareils d'extraction.

Certains auteurs (AUBERTOT, 1943, p. 9) ont pensé que les vapeurs d'alcool pouvaient jouer un rôle néfaste dans le rendement de l'appareil. C'était aussi notre opinion au début, mais nous pensons maintenant que l'alcool au contraire joue un rôle positif (voir note infrapaginale, p. 15).

3° MÉTHODES DE LAVAGES

Les méthodes de lavages donnent un aperçu plus complet de la faune, mais elles ont aussi leur défaut. Elles demandent beaucoup plus de temps. D'AGUILAR, BÉNARD et BESSARD (1957) mettent six heures pour trier un échantillon de 500 grammes. Il faut faire de nombreuses manipulations qui nécessitent l'emploi permanent d'un ou plusieurs techniciens. De plus, on obtient par cette méthode, non seulement les animaux vivants qui se trouvent dans l'échantillon, mais aussi les carcasses de cadavres qui peuvent être très nombreuses dans certains sols.

	Méthode de TULLGREN (dérivée de BERLESE) Moyennes	Méthode de lavage Animaux vivants Moyennes
Moyennes supérieures par la méthode de lavage		
Rhizoglyphides	9.10 ± 7.22	36.25 ± 17.19
Scutacarides	39.00 ± 29.67	112.25 ± 61.77
<i>Steganaecarus magnus</i> nymphes et larves	0	3.25 ± 4.16
Moyennes supérieures par la méthode de TULLGREN		
<i>Nothrus silvestris</i> nymphes et larves	14.60 ± 8.22	0.88 ± 1.36
adultes	3.60 ± 2.22	0.13 ± 0.35
<i>Tectocephus</i> spp. nymphes et larves	12.70 ± 12.31	2.50 ± 1.51
<i>Steganacarus magnus</i> adultes	1.60 ± 1.43	0.63 ± 0.52
<i>Brachychthonius</i> spp. adultes	3.80 ± 4.52	0.88 ± 1.13
Moyennes à différences non significatives		
<i>Tectocephus</i> spp. adultes	6.20 ± 6.76	2.13 ± 1.46
<i>Oppia</i> + <i>Suctobelba</i> spp. adultes	35.10 ± 15.24	38.88 ± 12.44
Autres Oribates adultes	16.20 ± 7.97	21.00 ± 10.91
Autres Oribates nymphes et larves	12.10 ± 7.94	13.00 ± 7.07
Autres Acariens	23.80 ± 6.39	24.50 ± 11.49
Total des Acariens	117.80 ± 47.79	256.28 ± 73.27

Comparaison des méthodes de triage (d'après J.E. SUTCHELL et J.M. NELSON, 1958).

Pour certains groupes comme les Oribates à téguments durs, les carapaces chitineuses sont longues à disparaître : Madame MONNIOT, à Banyuls-sur-Mer, dans la microfaune des sables à Amphioxus, a trouvé de nombreux cadavres d'Oribates, probablement entraînés pendant les crues, et dont certains étaient presque complets avec leurs pattes et même des poils. Pour quelques-uns, une détermination spécifique a même été possible. On peut donc imaginer à quel point, dans les milieux où les Oribates vivent normalement, ces cadavres peuvent être nombreux. C'est une cause supplémentaire d'erreurs ou tout au moins de perte de temps. De plus certaines espèces flottent difficilement, car leur densité est forte, d'autres s'agrippent avec force aux particules minérales, même après avoir été tuées dans l'alcool par exemple. Le tableau ci-contre inspiré de J. E. SACHELL et J. M. NELSON (1958) nous donne une bonne idée des erreurs commises par les deux méthodes.

Il nous montre qu'en ce qui concerne les Oribates, seuls les immatures de *Steganacarus magnus* (*Phthiracaridae*) restent dans le prélèvement comme nous l'avons dit précédemment. Les Rhizoglyphides et les Scutacarides sont des Acariens qui n'ont probablement que peu d'intérêt en biocénotique. Si l'on ne tient compte dans ce tableau que des Oribates seuls, le total obtenu par la méthode sélective est supérieur à celui obtenu par la méthode de lavage ⁽¹⁾.

4° CONCLUSIONS

Il résulte de ce que venons de voir qu'aucune méthode n'est parfaite, aucune n'est précise. A notre avis, l'appareil de BERLESE est la meilleure solution, mais il doit être adapté au milieu que l'on étudie et à la faune que l'on recherche plus spécialement.

(1) Nous avons fait un essai d'efficacité des différents procédés. Cet essai n'a d'intérêt que parce qu'il nous montre les différences considérables qui peuvent exister entre les différentes méthodes. Les résultats obtenus, pour être valables devraient porter sur une série assez longue d'essais. Nous n'avons pu nous livrer à ce travail qui nous aurait pris beaucoup trop de temps. Dans certains laboratoires, des équipes nombreuses ont étudié et étudient encore l'efficacité des différentes méthodes.

Notre essai portait sur un tapis de Mousses de grande surface (1 m × 50 cm environ), sur une dalle horizontale dans la hêtraie de la Massane. Ces Mousses sont plutôt sèches, mais toujours à l'ombre. L'épaisseur de ce tapis variait de 1 à 3 cm avec une moyenne de 2 cm. Il a été fractionné en plusieurs lots, dont cinq, pris à peu près semblables et d'un poids identique (125 g). La faune a été extraite de cinq façons différentes :

- 1° triage à la main sous la loupe binoculaire;
- 2° appareil de BERLESE à froid sans alcool;
- 3° appareil de BERLESE à froid avec alcool;
- 4° BERLESE chauffé sans alcool;
- 5° BERLESE chauffé avec alcool.

Les tubes sans alcool avaient un fond de buvard imbibé d'eau, ils étaient fermés par un bouchon de liège percé en son milieu pour laisser passer le tube de cuivre, de façon à ce que la faune ne puisse sortir de l'appareil. Les appareils chauffés l'étaient par des lampes à filaments de carbone de 10 watts; ils ont fonctionné pendant trois jours. Les appareils non chauffés ont été laissés pen-

L'extraction au BERLESE doit être accompagnée de triages à la main, limités mais très utiles, ou de triages par les méthodes de lavage.

Pour notre part, c'est ce que nous avons fait. Nos prélèvements sont placés dans l'appareil de BERLESE à froid pendant 48 heures. Ce minimum est respecté pour les prélèvements secs. Plus les échantillons sont humides, et plus longtemps nous attendons pour commencer à chauffer. Le chauffage n'est mis en marche que lorsque la couche supérieure du prélèvement s'est desséchée. Les animaux les plus sensibles ont ainsi le temps de commencer leur progression vers le bas, due à un dessèchement progressif et naturel.

Des astuces de toutes sortes peuvent améliorer le rendement. Notre ami COINEAU, Assistant au laboratoire Arago, qui recherche les Acariens *Caeculidae*, a obtenu les meilleurs résultats en enfumant les échantillons avec de la fumée de cigarette. Ces animaux sont très lents, paresseux et parfaitement adaptés aux milieux très secs qu'ils habitent. La fumée de tabac provoque chez eux des mouvements désordonnés d'une vivacité inhabituelle, et ils tombent alors dans les tubes. La fumée semble aussi efficace pour certains Oribates comme les *Camisiidae* par exemple.

dant trois semaines. Les résultats obtenus sont quantitativement résumés dans le tableau ci-dessous.

	Triage à la main	BERLESE à froid sans alcool	BERLESE à froid avec alcool	BERLESE chauffé sans alcool	BERLESE chauffé avec alcool
Acariens-Oribates adultes	290	210	290		1 144
Acariens-Oribates immatures ...	239	88	145	1 085	941
Bdelles	44	22	54		67
Autres Acariens	252	25	317	173	795
Collembolles- <i>Xenylla</i>	180	6	6	84	324
Autres Collembolles	11	2	12		26
Total	1 016	353	824	1 342	3 297

On voit, d'après ce tableau, qu'il existe une grande différence suivant que l'on utilise ou non l'alcool. Elle est probablement due à plusieurs raisons. Tout d'abord, il est possible que les vapeurs d'alcool jouent un rôle positif en engourdissant les animaux qui sont au niveau du tamis, ou sur les parois de l'entonnoir. Ceux-ci tombent plus facilement. Il faut aussi tenir compte des animaux qui, dans le tube, essaient de remonter. Presque tous les Oribates n'ont aucune difficulté à se déplacer sur une paroi de verre verticale, et à plus forte raison dans un entonnoir de cuivre. Ils ne peuvent pas sortir du tube de verre directement, mais ils peuvent venir dans le prélèvement, et de là, s'échapper, surtout lorsque l'appareil n'est pas éclairé par dessus.

Les écarts numériques sont plus grands encore entre appareils de BERLESE non chauffés et chauffés. Cela est dû à ce que les milieux saxicoles et arboricoles sont souvent très secs, et la microfaune qu'ils abritent est adaptée à cet état de fait. Un grand nombre d'animaux n'éprouvent donc pas le besoin de quitter le prélèvement, si celui-ci n'est pas soumis à un chauffage anormal et artificiel. Comme nous le disions précédemment, les résultats seraient inversés pour des prélèvements très humides.

D. ÉTUDE QUANTITATIVE

Les méthodes de prélèvements et d'extractions montrent clairement l'inutilité d'un comptage rigoureux utilisé pourtant très souvent. Il manque d'autant plus d'intérêt qu'il ne porte, la plupart du temps, que sur les seuls adultes quand il s'agit d'Oribates. Les raisons qui font négliger les stases immatures sont données dans le chapitre suivant. Or, si l'on veut donner le nombre exact d'individus représentant une espèce dans un prélèvement, on ne peut manifestement pas ignorer les jeunes qui peuvent être plus nombreux que les adultes, et quelquefois les seuls présents dans le prélèvement. Un comptage approximatif, mais qui essaie d'englober immatures et adultes, est donc plus significatif. C'est ce que nous avons fait également. Sur nos fiches, nous n'avons donné le nombre exact d'individus que lorsqu'il était inférieur à 10. Au-dessus de 10, nous avons utilisé des classes d'abondance, de la manière suivante :

de 10 à 20 = I	Dans notre travail lui-même, nous avons
20 à 35 = II	substitué aux numéros des symboles qui
35 à 50 = III	sont beaucoup plus parlant, même quand
50 à 100 = IV	il y a peu d'individus (voir plus loin,
au-dessus de 100 = V	p. 21). De cette façon, nous avons pu,

sur nos fiches, tenir compte du nombre des adultes et de celui des stases immatures. Il est intéressant, bien souvent, de comparer les deux chiffres. De nombreux immatures seront le signe d'une population florissante et en pleine activité, alors que leur absence indiquera un peuplement stationnaire. On voit quelles informations précieuses peuvent résulter de ces observations en ce qui concerne l'étude dynamique des biocénoses. Quand on a plusieurs espèces de même genre ou de genres voisins, il est souvent difficile de distinguer les proportions d'immatures pour chacune d'entre elles; cela est surtout valable pour certaines larves et nymphes d'Oribates supérieurs. Les nymphes à microscélrites, notamment, sont très voisines dans trois familles importantes, *Haplozetidae*, *Scheloribatidae* et *Oribatulidae*. Une étude précise au microscope peut permettre de déterminer la famille à laquelle appartient la larve ou la nymphe, mais si le nombre des immatures est très élevé, ce qui est souvent le cas, ce travail est disproportionné par rapport aux indications qu'il fournit et le nombre total des immatures est simplement donné en fin de liste. Il permet quand même de connaître la tendance suivie par la population.

E. ÉTUDE QUALITATIVE

1° PRÉPARATIONS

Comme nous le disions au début de ce travail, nous n'avons déterminé que les Acariens Oribates.

Les animaux recueillis dans l'alcool à 70°, sont éclaircis dans l'acide lactique, puis montés dans des lames creuses, en préparation ouverte, suivant la méthode de GRANDJEAN (1949). Cette méthode est la seule qui permette une étude sérieuse et même, la

détermination valable d'une espèce. Elle permet de placer les animaux dans des orientations multiples avec une grande précision. Les Oribates sont des animaux à chitine épaisse, peu transparents, et très souvent globuleux; leur morphologie est très complexe, et il est toujours indispensable de les observer, non seulement en vue dorsale et en vue ventrale, mais aussi latéralement ou sous d'autres angles. Certaines dissections sont également indispensables. Il faut presque toujours enlever les pattes, les chélicères et les palpes, car ces animaux sont très riches en caractères distinctifs.

2° IMPORTANCE DE LA SYSTÉMATIQUE EN ÉCOLOGIE

Tous les auteurs sérieux sont maintenant d'accord sur le fait, qu'en biocénétique, une détermination juste et précise est indispensable. Bien souvent, des formes très voisines ont des exigences écologiques ou physiologiques très différentes. Nous avons donné (1961, p. 313) plusieurs exemples qui illustrent bien cette caractéristique.

Nos connaissances sur les Oribates sont fragmentaires et surtout d'une qualité variable :

d'un côté, nous avons un certain nombre de travaux, dont les plus caractéristiques sont ceux de GRANDJEAN, qui s'efforcent de tirer parti des avantages offerts par la morphologie de ces Acariens. Les Oribates sont en effet très riches en organes idionymiques. Un organe idionymique est un organe susceptible d'être distingué de tous ses homéotypes et reconnu sur des individus différents, de telle sorte qu'il peut recevoir un nom ou une notation, qui n'appartient qu'à lui (GRANDJEAN, 1949, p. 801). Cette richesse en organes idionymiques permet de suivre l'évolution de presque tous les phanères portés par les Oribates. Il est donc possible de suivre les modifications chétotaxiques d'une part au cours du développement, de la larve à l'adulte, et d'autre part, d'espèce à espèce ou de genre à genre pour une même stase. Une telle méthode de travail permet de connaître avec beaucoup de précisions le sens de l'évolution dans le groupe des Oribates. Un des meilleurs exemples que nous puissions donner en est l'essai de classification des Oribates (GRANDJEAN, 1953, p. 421) qui tient compte principalement de leurs phylogénèses.

D'un autre côté un grand nombre de travaux sont insuffisants et encombrant la littérature. Encore de nos jours, certains auteurs dédaignent des caractères essentiels, sous prétexte qu'ils sont difficiles à voir, et font des diagnostics d'espèces inutilisables. Parmi les raisons qui nous ont incité à étudier la faune saxicole et arboricole, une des plus impérieuses a été notre incapacité à résoudre les problèmes systématiques posés par les Oribates du sol. Ces problèmes ne se posent pas avec la même acuité dans d'autres pays d'Europe prospectés depuis longtemps, comme l'Autriche ou l'Allemagne, ou dans des pays moins variés où la faune est moins riche (Hollande, Danemark, Suède).

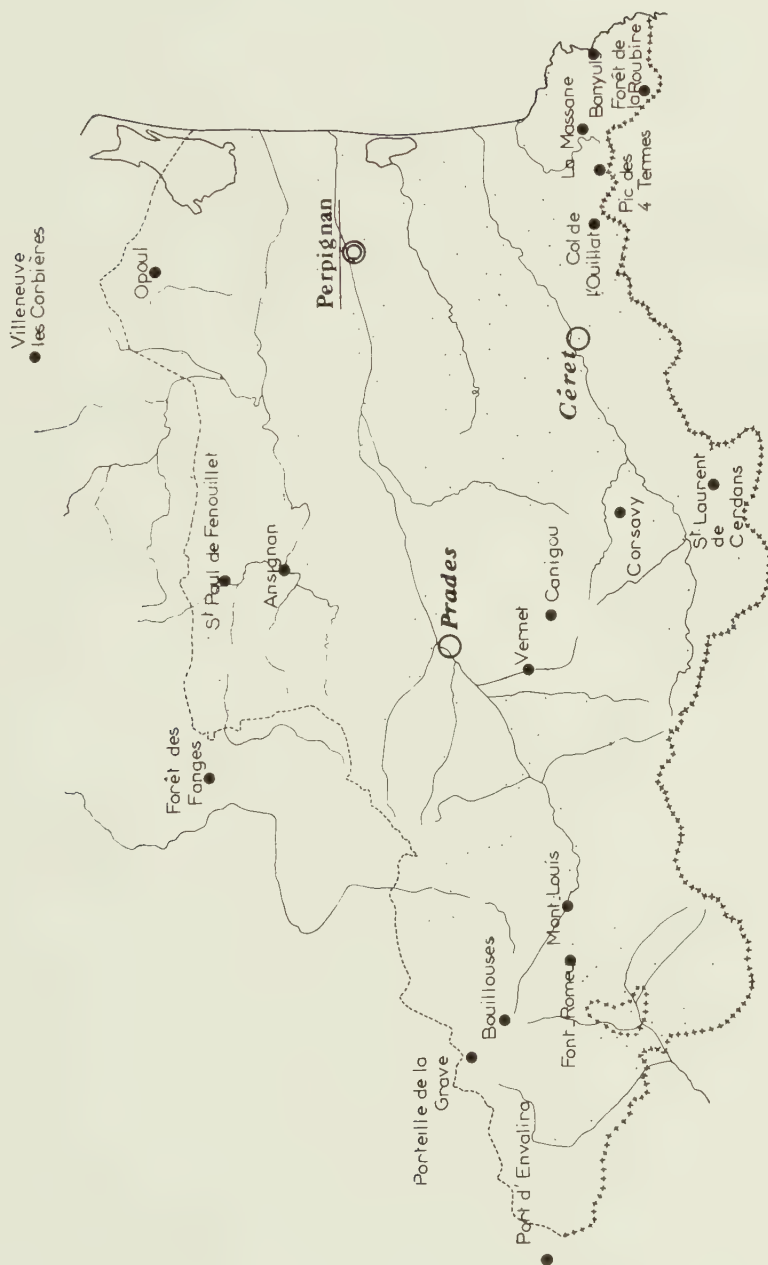


FIGURE 2. — Principales régions prospectées dans le département des Pyrénées-Orientales.

Sur les quelques hectares prospectés dans la forêt de la Massane et ses environs immédiats, nous avons reconnu plus de 200 espèces d'Oribates, alors que l'ensemble de la faune de Hollande, récemment et sérieusement étudiée par L. VAN DER HAMMEN (1952) n'en compte que 162.

De plus, étant donné que certaines espèces ou sous-espèces sont souvent différenciées par des caractères qui, pour être constants et parfaitement valables, n'en sont pas moins difficiles à mettre en évidence (chétotaxiques par exemple), la prospection d'une région inconnue doit être prudente, la comparaison avec les espèces dites classiques, indispensable et souvent impossible par manque ou insuffisance de documents. La systématique moderne des Oribates n'en est qu'à son début, et les études écologiques s'appuyant sur ces Acariens en souffriront pendant longtemps encore.

3° IMPORTANCE DES IMMATURES

Cette systématique est difficile pour les animaux à la stase adulte. Pour les stases immatures, elle est encore plus délicate, car les documents qui les concernent sont eux, très rares. Pourtant il est impossible, à notre avis, de faire de la biocénotique sans tenir compte des stases immatures. Celles-ci étant pratiquement inconnues, presque tous les auteurs n'en tiennent pas compte. *On en vient ainsi à dire qu'une espèce est absente d'un prélèvement qui en contient en fait plusieurs centaines d'individus, sous prétexte qu'ils ne sont pas adultes.* Il n'y a aucune raison pour que les immatures soient négligés. Bien au contraire, ils sont très importants car ils diffèrent profondément des adultes. Rarement chitinisés, mous, donc plus vulnérables, leur importance peut être, du moins dans certains cas, plus grande que celle des adultes. Il faut donc les connaître aussi bien que ceux-ci. Leur comportement peut être différent. C'est ainsi que les Phthiracarides adultes sont extraits facilement au *Berlese*, alors que les stases immatures ne le sont pas, comme nous l'avons déjà dit.

Avant d'être adultes, les Oribates passent par quatre stases actives, la larve, la protonympe, la deutonympe et la tritonympe. Une cinquième stase, passive, la prélarve peut vraisemblablement être négligée dans la biocénose, car elle passe entièrement sa vie dans l'enveloppe de l'œuf. Nous avons déjà insisté sur le nombre et la valeur des données fournies par le seul comptage des immatures.

Nous voyons donc que l'étude systématique des espèces est indispensable. Les formes décrites sont très nombreuses, souvent mal décrites, et les stases immatures très mal connues. Cette étude systématique demande du temps, beaucoup de temps. Une bonne description de Collembole demande de un à quatre jours. Les six stases d'un Oribate demandent plusieurs semaines. Le sujet d'étude doit donc être limité de façon à ce que le nombre d'espèces récoltées soit relativement peu élevé.

F. ÉTUDE ÉCOLOGIQUE

Dans la partie purement écologique de notre travail, nous avons appliqué des méthodes classiques en biocénétique. Nous pensons en effet qu'il faut uniformiser les méthodes, dans la mesure où cela est possible, de façon à pouvoir comparer les résultats obtenus dans d'autres groupes zoologiques ou dans des milieux différents. Les méthodes les plus simples sont le plus souvent les meilleures. Nous avons suivi, en les adaptant aux particularités de notre matériel, les méthodes utilisées par CASSAGNAU pour les Collemboles (1961, p. 13).

Il s'agit de connaître, pour les différentes espèces, la fréquence et l'abondance puis d'établir un coefficient d'affinité cénotique nous renseignant sur les affinités existant entre deux espèces données.

Pour obtenir un résultat valable, il faut que les prélèvements aient été effectués au hasard et sans idées préconçues. Il ne faut pas rechercher systématiquement le prélèvement qui sera très riche ou celui qui risque de fournir une espèce intéressante. Il faut aussi tenir compte des prélèvements azoïques. On peut alors, à partir des résultats obtenus, grouper les espèces à coefficient d'affinité cénotique élevé et choisir pour chaque peuplement une ou plusieurs espèces caractéristiques.

1° FRÉQUENCE

La fréquence des espèces est donnée par un coefficient de fréquence ainsi calculé :

$$Cf = \frac{Pa}{P} \times 100$$

où Pa = nombre de prélèvements où se trouve l'espèce A;

P = nombre total des prélèvements effectués.

2° ABONDANCE

Comme CASSAGNAU (1961, p. 15) et comme nous l'avons signalé précédemment, nous abandonnons sans scrupules le comptage exact des individus dans chaque prélèvement. Étant donné l'importance des erreurs qui jouent sur ce nombre, erreurs variables d'un prélèvement à l'autre et d'un jour à l'autre, ce comptage nous semble dénué d'intérêt et le système des classes d'abondance très satisfaisant.

Nous avons établi les classes suivantes représentées symboliquement en tenant compte de la taille réduite de nos prélèvements et de la pauvreté correspondante des faunes :



0



de 1 à 4



de 5 à 9



de 10 à 20



de 20 à 35



de 35 à 50



de 50 à 100



au dessus de 100

3° COEFFICIENT D'AFFINITÉ CÉNOTIQUE

On l'obtient en appliquant la formule :

$$Ca = \frac{Pab \times 100}{Pa + Pb - Pab}$$

où Pab = nombre de prélèvements où l'espèce A et l'espèce B cohabitent;

Pa = nombre de prélèvements où l'on a trouvé A;

Pb = nombre de prélèvements où l'on a trouvé B.

Cette méthode nous donne une idée des affinités cénotiques existant entre les différentes espèces, mais elle n'est pas parfaite surtout dans les milieux que nous avons étudiés. La présence dans un même prélèvement de deux espèces représentées par un seul individu, aura à la lecture du coefficient d'affinité cénotique, la même importance que la présence dans ce même prélèvement de deux espèces abondamment représentées. Autrement dit, on ne tient pas compte de l'abondance des espèces, mais seulement de leur fréquence. Or dans les milieux aussi ouverts que les milieux saxicoles et arboricoles, la dispersion est souvent grande et les exemplaires isolés dans un prélèvement sont très fréquents. Comme nous le verrons par la suite, la présence d'une espèce dans un milieu donné aura une signification différente suivant que cette espèce sera une espèce expansive ou une espèce diffuse, une espèce localisée ou une espèce dispersée.

Nous avons donc été amené à calculer le coefficient d'affinité cénotique en tenant compte non pas de la seule présence d'une espèce dans un prélèvement, mais seulement de la présence d'une espèce lorsqu'elle est représentée par cinq individus au moins. Nous avons ainsi éliminé une cause importante d'erreur, et les tableaux obtenus par la méthode normale et de cette façon sont très différents, le deuxième étant beaucoup plus significatif que le premier.

La lecture des chiffres toujours satisfaisante pour l'esprit, ne doit pas faire oublier la complexité des phénomènes qui interviennent dans l'édification, la permanence ou la disparition d'un peuplement. Les méthodes biocénétiques doivent donc être utilisées, mais il ne faut pas s'attendre à ce qu'elles donnent plus qu'elles ne peuvent donner. Il faut cependant bien reconnaître qu'elles permettent de mettre en évidence des phénomènes assez subtils et peu apparents dont on ne peut prendre conscience ni par la simple analyse directe, ni même par la méthode intuitive sur le terrain.

III. LE MILIEU

Nous allons donner rapidement un aperçu géographique, géologique, climatique et botanique de la région prospectée.

A. GÉOGRAPHIE

Le département des Pyrénées-Orientales est un des plus variés de toute la France. La mer et la haute montagne ne sont séparées que par quelques kilomètres, ce qui permet l'étude de régions très différentes sur une étendue réduite.

Le plus grand nombre de prélèvements ont été effectués dans trois régions très distinctes.

1° La région côtière du massif des Albères (fig. 3), dans les environs de Banyuls-sur-Mer. Cette région est une côte rocheuse très découpée et sèche. Quelques vallées s'enfoncent peu profondément dans les Albères. La plus importante est la vallée de la Baillaury. Les prélèvements les plus élevés ne dépassent pas l'altitude de 240 m (forêt de la Roubire).

2° Le Massif des Albères proprement dit, avec surtout les forêts de la Massane (fig. 5) et du Col de l'Ouillat, qui font toutes deux partie de l'ensemble appelé forêt de Sorède, la première étant la partie la plus orientale de cet ensemble, et la deuxième la partie la plus occidentale. Les Albères ne dépassent pas 1 300 m, le Pic Neoulous culminant à 1 257 m. Les principaux sommets sont de l'Est à l'Ouest, le Pic Sailfort (978 m), le Pic des Quatre Termes (1 150 m) et le Pic des Trois Termes (1 129 m) (fig. 3). Ce sont les rochers des environs du Pic des Quatre Termes qui ont été étudiés. Le massif des Albères est la région la plus orientale des Pyrénées. Il est isolé du reste de la chaîne pyrénéenne par le Col du Perthus (280 m).

3° Le massif du Carlit en Cerdagne entre 1 800 et 2 920 m d'altitude, qui est une région de haute montagne pyrénéenne tout à fait typique. Ont été particulièrement prospectés, les environs de Font-Romeu, pour les prélèvements en forêt, et la région lacustre des Bouillouses pour les prélèvements en terrain découvert.

Ces trois régions n'ont pas été les seules étudiées. En comparaison avec la région côtière des Albères, des prélèvements ont été aussi effectués de l'autre côté de la plaine du Roussillon, dans le massif des Corbières, à basse altitude.

La montagne de moyenne altitude a été étudiée à l'ouest du Col du Perthus dans le Vallespir, d'une part sur la rive droite du Tech, dans la région de St-Laurent-de-Cerdans, entre 600 et 900 m environ, d'autre part sur la rive gauche dans les environs de Corsavy, sur le flanc Sud du Canigou entre 700 et 1 000 m d'altitude (fig. 2).

En haute montagne, en dehors du Massif du Carlit et du département des Pyrénées-Orientales, des prélèvements ont été faits en Andorre, près du Col d'Envalira (2 407 m), et surtout dans les Hautes-



FIGURE 3. Carte schématique des Albères. Le cadre indique les limites de la figure 5.

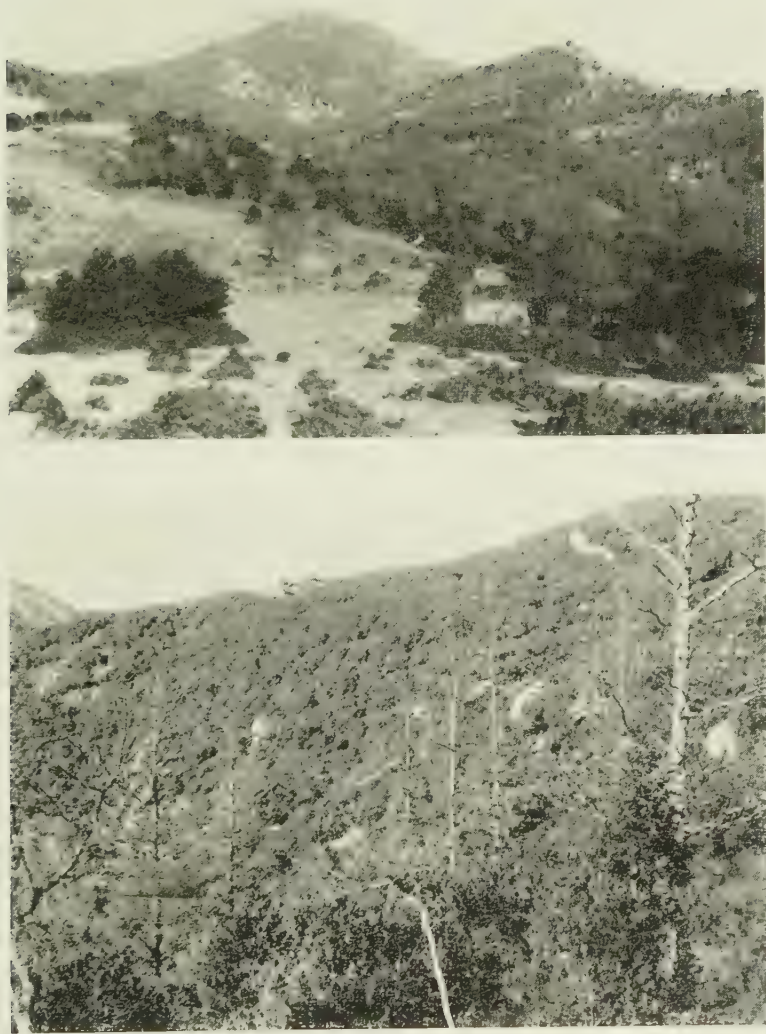


FIGURE 4. — Forêt de la Massane. En haut, vue d'ensemble prise du Col d'El Pal avec le Puig Roudon à droite. En bas, le bois de Chênes verts vu du Col de la Place d'Armes, avec au premier plan des Chênes pubescents.

Pyrénées, près du lac d'Orédon, dans le massif du Neouvielle entre 1 800 et 3 000 m.

B. GÉOLOGIE

Les trois principales régions étudiées font partie de la zone axiale pyrénéenne, bien que les Albères, très isolées, soient souvent placées à part.

P. CAVET (1959, p. 171) rapporte les schistes de l'ensemble du massif des Albères au paléozoïque inférieur, surtout à la série de Canaveilles, très puissante, épaisse, azoïque et d'âge Cambrien. Tous les schistes des environs de Banyuls doivent être attribués à la série de Canaveilles. Elle est surtout représentée par des phyllades sériciteux plus ou moins quartziteux, et des schistes micacés. Les schistes graphiteux de Cerbère et du Col de Banyuls, sont identiques, d'après CAVET, à ceux qu'il a décrits dans le haut Conflent.

La forêt de la Massane et ses environs, dont la tectonique et la stratigraphie ont fait l'objet d'un travail de A. JAUZEIN (1953), nous montrent surtout des schistes à séricite, et des schistes à deux micas entrecoupés de filons de pegmatite. Des gneiss œillés forment en partie la ligne de crête comme au Pic des Quatre Termes. Dans le massif des Albères, les calcaires sont peu nombreux et isolés. On trouve quelques cipolins intercalés dans les schistes, près de Banyuls (grotte de Pouade) et à l'est de la Massane, près de l'ancienne abbaye de Valbonne, à basse altitude (300 m environ).

Dans la région du Carlitte, nous avons, d'une part le vaste massif granitique de Mont-Louis dans lequel est creusé le lac des Bouillouses, et d'autre part la zone schisteuse du Carlitte (2 928 m) et du Péric (2 816 m). Dans cette région, nous avons fait des prélèvements à la Portaille de la Grave à 2 400 m d'altitude. Cette zone schisteuse du Carlitte appartient aussi, comme les Albères, à la série de Canaveilles.

Les Corbières, au contraire, sont formées, surtout dans la partie la plus orientale, de calcaires secondaires de l'urgot-aptien.

Dans le haut Vallespir, les régions de St-Laurent de Cerdans et de Corsavy sont surtout granitiques.

La région du col d'Envalira appartient au paléozoïque de la zone axiale comme les Albères.

Enfin les environs du lac d'Orédon, dans les Hautes-Pyrénées, sont formés de granites et de schistes primaires, tout comme la région de Font-Romeu.

Sauf dans les Corbières, tous nos prélèvements ont donc été effectués dans la zone axiale des Pyrénées.

C. CLIMATOLOGIE

1° CLIMAT GÉNÉRAL DES PYRÉNÉES-ORIENTALES

De nombreux documents sur la climatologie des Pyrénées-Orientales peuvent être consultés. H. GAUSSEN (1956) donne de nombreux chiffres et renseignements. Les annales climatologiques pu-

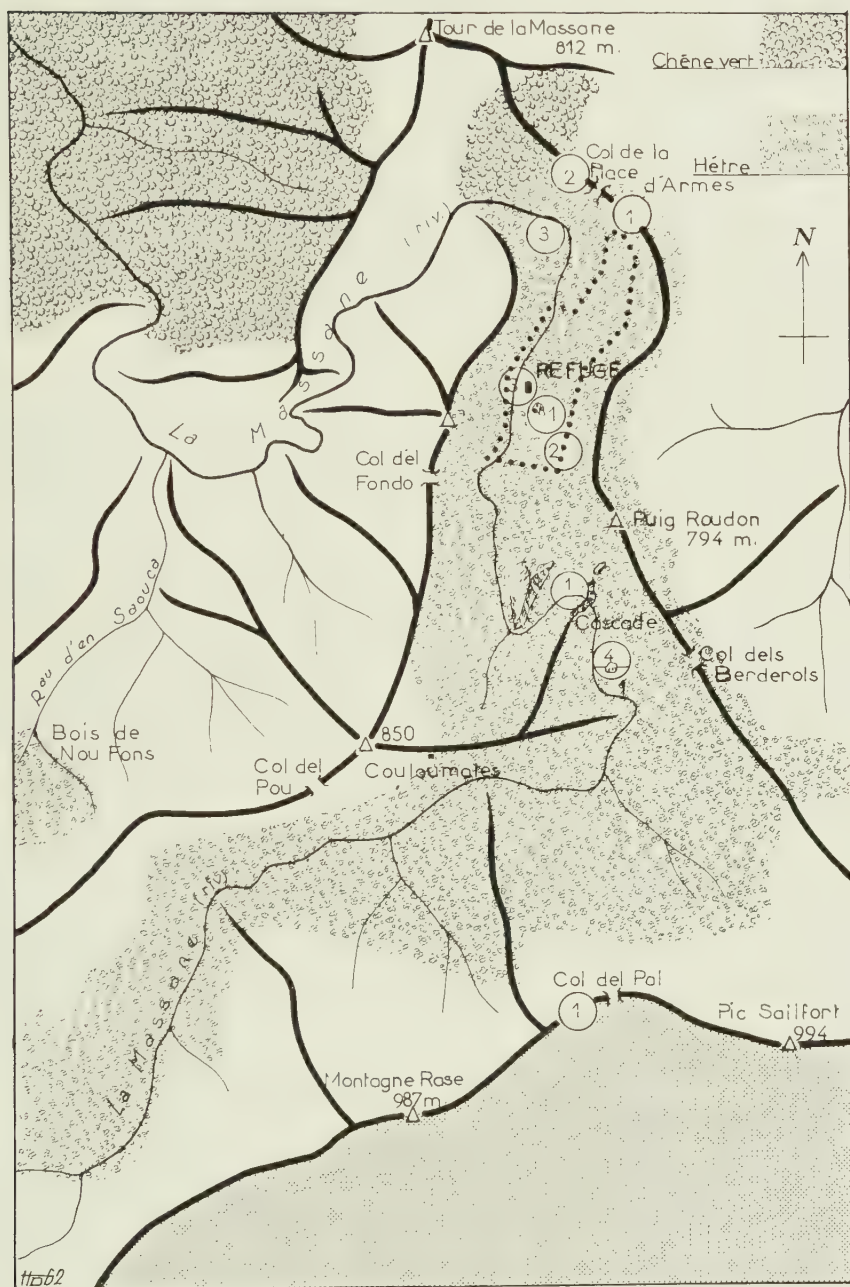


FIGURE 5. — Carte très schématique de la forêt de la Massane. Les principales zones de prélèvements ont été notées. 1, rochers découverts; 2, arbres isolés; 3, forêt et sous-bois typiques; 4, rochers ombragés. La limite du bois de Chêne vert et de la forêt de Hêtres est très approximative.

blées par le Comité météorologique de la Chambre d'Agriculture des Pyrénées-Orientales résumant chaque année l'ensemble des résultats fournis par les nombreuses stations (64 en 1959) qui couvrent notre département, dans un bulletin particulièrement instructif depuis 1955. Nous citerons les conclusions de BASSOLS (1956), qui nous paraissent très justes : la majeure partie des Pyrénées-Orientales possède un climat de type méditerranéen avec certaines variantes dans les températures en altitude et latitude. Le haut Vallespir possède, lui, un climat spécial caractérisé par des précipitations abondantes. Par contre la Cerdagne possède un climat typiquement continental axé sur celui de l'Aragon, et bordé par deux zones de climat océanique de transition : le Capcir, puis une bande allant de Puymorens à la Porteille d'Orlu, derrière le massif du Carlite.

Deux remarques doivent être faites ici :

1° Étant donné le milieu étudié, il est bon de ne pas attribuer une importance excessive aux moyennes annuelles. Les faunes saxicoles et arboricoles n'ont pas la possibilité de fuir les conditions défavorables, elles les subissent. Les valeurs extrêmes jouent un rôle considérable et ne doivent pas être négligées. Or cela peut paraître paradoxal de dire que rien n'est plus exceptionnel qu'une année qui ne présente rien d'exceptionnel, mais c'est le cas, du moins dans notre département. Les annales climatologiques nous apprennent que, des cinq dernières années 1955-1959, seule 1955 n'a rien présenté d'anormal. Par contre, en 1956, ont été relevés des froids exceptionnellement rigoureux en février (généralisés sur toute l'Europe d'ailleurs). Les températures extrêmes ont été de -10° au Cap Béar avec 18 jours de gelée, -11° à Perpignan, -26° à Font-Romeu et aux Bouillouses.

En 1957 nous avons eu des pluies de printemps exceptionnelles : 286 mm en avril, mai et juin à Perpignan, contre 141,8 mm en moyenne, c'est-à-dire le double.

En 1958, nous enregistrons des gelées printanières (12 et 13 avril), et une année agricole (septembre 1957 - août 1958) qui se place parmi les plus sèches, avec seulement 342 mm.

En 1959, au contraire, l'année agricole est marquée par une pluviosité record (1 432,5 mm à Perpignan), c'est-à-dire le maximum enregistré depuis 1850.

2° Les postes météorologiques donnent des résultats valables pour le lieu même où ils sont installés. Les phénomènes atmosphériques sont très localisés et les différences peuvent être très grandes entre des points très proches. Le long de la côte des Albères, sur une surface peu étendue, se trouvent quatre postes météorologiques peu éloignés : Cap Béar, Paulilles, Banyuls-sur-Mer et Cerbère.

En 1959 on y a relevé :

Cap Béar	910,2 mm en	71 jours.
Paulilles	1 175,2 mm en	80 jours.
Banyuls	1 479,3 mm en	121 jours.
Cerbère	1 164,3 mm en	85 jours.

Le Cap Béar et Banyuls-sur-Mer sont séparés par moins de quatre km à vol d'oiseau, et la différence entre les deux stations est de 669,1 mm et de 50 jours de pluie. En 1958, nous avons au Cap Béar 401,2 mm et 62 jours de pluie contre 734,3 mm et 88 jours de pluie à Banyuls-sur-Mer.

Ces différences sont sûrement dues au relief accentué près de la côte; le Cap Béar est plus éloigné des montagnes abruptes qui se dressent tout près de Banyuls (Madeloc). Banyuls se trouve à l'Est de la Madeloc, c'est-à-dire dans l'axe des masses d'air qui apportent le plus grand nombre de pluies. Or la végétation des garrigues est sensiblement la même à Béar qu'à Banyuls, ce qui démontre que dans le régime de pluie méditerranéen, la quantité de pluie tombée ne signifie pas grand chose, cette pluie étant due à des orages violents souvent suivis d'une forte tramontane entraînant une évaporation rapide. Une faible partie de l'eau seulement est utilisée par la végétation, d'autant plus que la majeure partie des précipitations tombe en Automne.

En résumé, sauf pour la Cerdagne, nous avons un climat méditerranéen avec des variantes locales, mais nous devons tenir compte, étant donné le milieu qui nous occupe, d'une part des valeurs extrêmes et non pas seulement des moyennes, d'autre part des différences importantes qui peuvent exister dans le climat de régions voisines et d'aspect identique.

Nous allons maintenant passer en revue les différents facteurs climatiques dans les trois régions, Banyuls-sur-Mer, Massane, Cerdagne.

2° PLUVIOSITÉ

La moyenne annuelle à Banyuls-sur-Mer est de 705 mm d'après H. GAUSSEN (1926, p. 110), de 605 mm d'après G. BASSOULS (1956). La différence est certainement due au fait que la moyenne de G. BASSOULS porte sur un plus grand nombre d'années. Le même auteur donne les coefficients pluviométriques relatifs saisonniers en fonction du coefficient pluviométrique estival :

<i>Hiver</i>	<i>Printemps</i>	<i>Été</i>	<i>Automne</i>
1,33	1,00	0,58	1,18

La sécheresse estivale est donc très marquée, l'automne et l'hiver étant les saisons les plus arrosées.

A la Massane, le pluviomètre installé depuis juillet 1959 à 660 m d'altitude ne permet pas de donner bien entendu une moyenne. Nous pouvons seulement comparer les précipitations tombées depuis juillet 1959 à Banyuls et à la Massane. Comme nous l'avons dit précédemment, l'automne 1959 a été exceptionnellement pluvieux, et les chiffres donnés n'ont qu'une signification relative.

Pour le deuxième semestre 1959, nous avons recueilli 1 175 mm à la Massane contre 961,3 mm à Banyuls-sur-Mer, soit une différence de 213,6 mm. Cette différence est presque entièrement due à un seul orage, qui, le 27 septembre a provoqué des inondations dans la plaine du Roussillon, et a épargné la région de Banyuls. A la Massane il tombait près de 200 mm ce jour-là, à peu près autant à Perpignan, alors qu'à

Banyuls on relevait seulement 1,5 mm. Par contre tous les forts orages qui se sont abattus sur Banyuls ont également intéressé la Massane.

En 1960 nous avons les quantités suivantes en mm :

<i>Période</i>	<i>Banyuls</i>	<i>Massane</i>
Janvier 1960	2,3	6
Février	30,6	21
28-II au 6-IV	189,2	255
7-IV au 30-V	19,8	38
1-VI au 1-VII	46,8	196,5
2-VII au 20-VII	63,2	71
21-VII au 22-VIII	55,1	31
23-VIII au 27-IX	54,1	52
28-IX au 24-X	104,5	174
25-X au 18-XI	35,7	43
19-XI au 4-I-1961	193,7	172
Total	795,0	1059,5

Les relevés des précipitations à la Massane ne peuvent avoir lieu régulièrement, et souvent se chevauchent d'un mois sur l'autre. Pour avoir une idée plus exacte nous avons aligné les périodes de la Massane en essayant de nous rapprocher le plus possible d'un relevé mensuel. Les chiffres du tableau ci-dessus nous montrent que la sécheresse d'été est également très marquée à la Massane qui, par sa pluviosité, appartient au régime méditerranéen, tout au moins si les résultats de 1960 sont confirmés. Depuis les quelques années où nous avons l'occasion de nous rendre constamment à la Massane, nous avons toujours constaté la sécheresse d'été étonnante pour une hêtraie. Il faut ajouter que, si le régime des pluies est de type méditerranéen, la quantité d'eau qui tombe dans l'année est plus importante qu'à Banyuls, et il est probable que la moyenne des précipitations se situera entre 900 et 1 000 mm.

En Cerdagne, le régime des pluies peut être assimilé à un régime continental avec un maximum d'été. Les coefficients pluviométriques relatifs saisonniers indiquent pour Font-Romeu :

<i>Hiver</i>	<i>Printemps</i>	<i>Été</i>	<i>Automne</i>
0,88	0,98	1,47	0,56

Un net maximum pour l'été et un minimum automnal. Des chiffres à peu près semblables se retrouvent dans différentes stations de la vallée du Sègre : Les Escaldes, Valcebollère, Bourg-Madame.

Par contre, Mont-Louis, à 8 km de Font-Romeu, présente un régime intermédiaire avec les coefficients suivants :

<i>Hiver</i>	<i>Printemps</i>	<i>Été</i>	<i>Automne</i>
1,00	1,08	0,94	0,96

Les quatre saisons sont à peu près égales.

Pour les Bouillouses, nous ne connaissons pas les coefficients, mais la lecture des chiffres des dernières années nous montre une similitude avec Font-Romeu; les précipitations paraissent seulement un peu plus abondantes. Pour la Cerdagne un facteur important apparaît, la neige,

qui recouvre pendant tout l'hiver, une partie du printemps et quelquefois l'automne, le sol et le tapis végétal.

A Banyuls et même à la Massane, la neige ne fait que des apparitions fugaces et accidentelles. La couche de neige uniformise les conditions de vie dans le sol, et le volume des précipitations d'hiver n'a désormais qu'une importance relative. Les moyennes annuelles font ressortir que la Cerdagne n'est guère plus arrosée que la côte des Albères. Font-Romeu ne reçoit que 667 mm pour 80 jours de pluie, et Mont-Louis 823 mm pour 92 jours de pluie.

3° HUMIDITÉ DE L'AIR

C'est un facteur très important qui agit sur la végétation (GAUSSEN, 1926, p. 132) et sur la faune qui est souvent sensible aux variations d'humidité atmosphérique. Nous verrons par ailleurs quelle est l'action prépondérante de ce facteur dans le comportement de la microfaune saxicole et arboricole.

Comme pour la pluviosité, les indications données par les postes météorologiques n'auront qu'un intérêt général, du moins pour les valeurs basses. L'humidité de l'air est sous la dépendance de nombreux facteurs : insolation, nébulosité, vent, exposition, topographie, couverture végétale, etc. Ces facteurs provoquent des différences locales très grandes lorsque le degré hygrométrique est bas. Pour un degré hygrométrique élevé au contraire, les différences seront faibles.

Le poste de la Massane ne fonctionnant que depuis 18 mois, les comparaisons avec Banyuls-sur-Mer, ne peuvent être que très approximatives. Voici quelques chiffres pris au hasard.

	Moyenne des minimums		Moyenne des maximums	
	Banyuls	Massane	Banyuls	Massane
du 17-VII-59 au 23-VII-59	30	36	60	81
du 21-IX-59 au 27-IX-59	63	68	92	93
du 11-I-60 au 17-I-60	46	48	80	86
du 16-III-60 au 22-III-60	39	42	77	87

Les moyennes sont plus élevées à la forêt de la Massane qu'à Banyuls-sur-Mer. Les différences entre les minimums sont moins sensibles que les différences entre maximums, mais les courbes, quoique décalées, sont parallèles. Il est par exemple intéressant de signaler que la sécheresse estivale, qui est caractéristique des régions typiquement méditerranéennes, se retrouve à la forêt de la Massane. Cela est curieux pour une hêtraie. Le Hêtre demande en effet (GAUSSEN, 1926, p. 123) une forte humidité atmosphérique.

Il est aussi intéressant de voir combien de jours dans le mois ou dans l'année atteignent des valeurs extrêmes. Pour cela aussi, voici quelques chiffres pris pour un mois de chaque saison :

	Nombre de jours où le minimum < 30 %		Nombre de jours où le maximum < 90 %	
	Banyuls	Massane	Banyuls	Massane
Janvier 1960	5	4	15	18
Avril 1960	8	5	4	8
Juillet 1960	0	1	14	17
Octobre 1960	1	0	18	29

Le degré hygrométrique dépasse souvent 90° à la Massane pendant la nuit; par contre, le mois d'avril 1960 a été particulièrement sec. Cela est dû à la tramontane (vent de N-W) qui a soufflé de nombreux jours et qui est un vent sec. Il est d'ailleurs curieux de constater la rapidité avec laquelle l'hygrométrie baisse lorsque ce vent souffle brusquement. Au printemps cela arrive souvent après des pluies qui perdent beaucoup de leur efficacité par l'intense évaporation que provoque le vent.

Pour la région subalpine de Font-Romeu et des Bouillouses, des chiffres précis nous font défaut. GAUSSEN (1926, p. 47) insiste sur le fait que ces régions sont surtout caractérisées par des variations brusques et considérables qui expliquent la présence d'adaptations xérophiles chez les plantes de montagne. L'humidité de l'air y est très faible pendant les journées ensoleillées, presque toujours élevée dès que le soleil se cache et pendant la nuit. Ici aussi les moyennes sont peu significatives.

4° TEMPÉRATURE

La température moyenne baisse avec l'altitude dans une région donnée de 1° tous les 200 m environ. Dans les trois stations que nous comparons, ce facteur sera donc très différent. GAUSSEN indique 15°9 pour Banyuls, 16° pour Paulilles, tandis qu'il relève 2°2 seulement pour les Bouillouses, chiffre qu'il considère comme particulièrement bas. BASSOULS (1956) donne en effet 3°4 pour cette même station. Nous ne pouvons pas donner de moyenne annuelle précise pour la Massane, mais si l'on admet la baisse de 1° tous les 200 m, nous devrions obtenir une moyenne annuelle de 12 à 13° environ (le poste météorologique de la Massane est situé à 660 m d'altitude).

Pour pousser plus avant la comparaison entre Banyuls et la Massane, nous avons relevé ci-dessous de juillet à décembre 1959, pour chaque mois la température maximale la plus élevée, la température maximale la plus basse, la température minimale la plus élevée et la température minimale la plus basse. Ces chiffres sont plus significatifs que des moyennes mensuelles, surtout pour le milieu qui nous intéresse.

La différence est assez grande entre Banyuls et la Massane. Elle est plus sensible pour les valeurs basses des maximums et des minimums que pour les valeurs élevées.

	Températ. max. la plus élevée	Températ. max. la plus basse	Températ. min. la plus élevée	Températ. min. la plus basse
Juillet :				
<i>Banyuls</i>	36°3	23°	28°4	16°
<i>Massane</i>	33°	16°	22°	11°5
Août :				
<i>Banyuls</i>	32°6	22°9	22°2	16°9
<i>Massane</i>	29°	15°5	19°	11°
Septembre :				
<i>Banyuls</i>	28°7	20°5	21°8	14°8
<i>Massane</i>	25°	16°	16°5	10°
Octobre :				
<i>Banyuls</i>	23°6	12°1	18°	8°4
<i>Massane</i>	19°	4°5	13°3	2°7
Novembre :				
<i>Banyuls</i>	18°3	12°	14°2	4°1
<i>Massane</i>	14°	6°	11°	—1°5 (2 j. de gelée)
Décembre :				
<i>Banyuls</i>	19°8	9°5	11°9	3°7
<i>Massane</i>	18°8	4°5	10°5	—0°9 (1 j. de gelée)

Il est intéressant aussi, pour comparer les deux stations, de donner pendant les 18 mois où ont été effectuées les mesures, les températures extrêmes, c'est-à-dire d'une part, les jours de gelées, d'autre part les jours chauds où la température est supérieure ou égale à 20° et les jours très chauds où la température est égale ou supérieure à 25°.

	Gelées		Jours chauds		Jours très chauds	
	Banyuls	Massane	Banyuls	Massane	Banyuls	Massane
VII - 1959 ..	0	0	31	26	30	18
VIII - 1959 ..	0	0	31	26	28	7
IX - 1959 ..	0	0	30	11	9	2
X - 1959 ..	0	0	11	0	0	0
XI - 1959 ..	0	2	0	0	0	0
XII - 1959 ..	0	1	0	0	0	0
I - 1960 ..	7	9 (?)	0	0	0	0
II - 1960 ..	0	4	1	0	0	0
III - 1960 ..	0	0	3	0	0	0
IV - 1960 ..	0	0	8	0	0	0
V - 1960 ..	0	0	27	13 (?)	11	2 (?)
VI - 1960 ..	0	0	30	21	20	4
VII - 1960 ..	0	0	31	20	22	5
VIII - 1960 ..	0	0	31	19	23	4
IX - 1960 ..	0	0	27	9	7	0
X - 1960 ..	0	0	14	0	3	0
XI - 1960 ..	0	0	3	0	0	0
XII - 1960 ..	1	7	0	0	0	0
Total 1960 ..	8	20	175	82	86	15

Les gelées sont sensiblement plus nombreuses à la Massane. La température la plus basse enregistrée a été $-8^{\circ}5$ en janvier et décembre 1960 contre $-3^{\circ}8$ en janvier à Banyuls. Par contre, les jours chauds ou très chauds sont nettement moins nombreux à la Massane qu'à Banyuls.

Aux Bouillouses, les températures sont radicalement différentes. Pendant cinq mois de l'année, il gèle pratiquement tous les jours; nous relevons en 1959 :

— janvier	31 jours de gel;
— février	28 jours de gel;
— mars	28 jours de gel;
— avril	25 jours de gel;
— mai	10 jours de gel;
— juin	2 jours de gel;
— octobre	8 jours de gel;
— novembre	29 jours de gel;
— décembre	30 jours de gel.

Seuls les mois de juillet, août et septembre ont été dépourvus de gelées. La température la plus basse a été -18° en janvier. Les 25° n'ont pas été atteints, et seul, le mois de juillet a présenté une température supérieure à 20° . A Font-Romeu, les conditions sont un peu moins rigoureuses, mais très comparables à celles des Bouillouses.

5° VENT

La pluviosité, la température et l'humidité de l'air sont sous la dépendance des vents. Le vent est donc un facteur important qu'il convient d'analyser. De plus, il agit directement sur la végétation par son action mécanique. Dans nos régions son importance est accrue du fait de la violence et de la fréquence qui caractérise les vents de secteur nord.

BASSOULS (1956) cite les chiffres suivants pour Perpignan, en moyenne par an :

O-NO-N	215 j
NE-E-SE	120 j
Calmes	30 j

Les observations de FINES (1903) reprises par GAUSSEN (1926, p. 195) sont encore plus précises :

Pour 1 000 observations le vent a soufflé :

du NO	315 fois
» O	318 »
» E	105 »
» NE	92 »
» N	83 »
» SE	78 »
» SO	68 »
» S	50 »
Calmes	71 »

Les journées sans vent sont donc plutôt rares dans nos régions. Les vents de secteur Nord et Nord-Ouest (mistral et tramontane) sont très souvent d'une extrême violence. Les annales climatologiques indiquent, toujours pour Perpignan, le nombre de jours dans l'année de vent violent (c'est-à-dire supérieur à 16 m/s ou 58 km heure), et le nombre de jours de tramontane.



FIGURE 6. — Environs de Banyuls-sur-Mer. En haut, Pile Grosse, habitat type de *Zygoribatula laubieri*. En bas, petit bois de Chênes-lièges au-dessus du Laboratoire Arago.



FIGURE 7. — Deux aspects de la forêt de *Pinus uncinata* dans les environs de Font-Romeu, au mois de mars, avec au deuxième plan la zone axiale des Pyrénées.

	Vent violent	Tramontane	
1956	135	199	(27 j en février dont 21 de vent violent)
1957	125	208	
1958	164	183	(50 m/s ou 180 km/h le 4 avril)
1959	139	158	

Ces chiffres ne sont guère différents pour la région de Banyuls, et nous pouvons les considérer comme valables. Dans la vallée de la Massane, la direction des vents est fortement perturbée par rapport à l'orientation générale; de plus, elle est soumise à l'influence des vents de Sud-Ouest s'engouffrant par le Col del Pal, et venant d'Espagne. Banyuls est en partie protégé de ces vents qui jouent, dans les vallées qui leur sont exposées (Vallespir par exemple), un rôle important dans la pluviosité (GAUSSEN, 1926, p. 109).

Comme pour la pluviosité et la température, le régime des vents est très différent à Font-Romeu, ainsi que le montrent les chiffres donnés par BASSOULS (1956) :

NE-E-SE	112 j
SO	134 j
Calmes	120 j

Les vents du Nord et du Nord-Ouest sont inexistants alors que les vents du Sud-Ouest ont pris une grande importance. Les jours de calme sont également nombreux.

6° INSOLATION, NÉBULOSITÉ

Ces deux facteurs agissent indirectement sur la température et l'humidité de l'air. L'insolation dépend de la nébulosité, des facteurs topographiques, de la couverture végétale, de la saison et de l'heure. Elle a été bien étudiée par P. CASSAGNAU (1961, p. 87). L'étude théorique est faite à l'aide d'un héliogramme de base, l'étude directe grâce à des solariographes enregistreurs. On met ainsi en évidence l'influence de l'exposition et de la couverture végétale. Nous aurions obtenu des résultats semblables à ceux de CASSAGNAU en utilisant ces méthodes, aussi ne nous a-t-il pas paru utile d'y revenir.

L'insolation est forte dans les pays méditerranéens et en haute montagne. Pour Perpignan, la durée annuelle, en heures, pour les années 1956-1959, a été respectivement de : 2 712,2; 2 674,1; 2 667,3 et 2 614,2. La nébulosité est plus forte pour les vents marins (SE) que pour la tramontane qui s'accompagne généralement d'un ciel pur.

Les radiations solaires jouent aussi un rôle important sur la végétation, et probablement aussi sur la faune. La radiation solaire totale augmente avec l'altitude; la radiation ultra-violette de même, mais avec une ascension plus rapide. Elle est aussi très élevée au bord de la mer. Les radiations U.V. sont nocives quand leur intensité devient forte; il est probable qu'à la Massane, elles sont moins élevées qu'à Banyuls (proximité de la mer) et qu'à Font-Romeu ou aux Bouillouses (haute montagne). Malheureusement nous n'en sommes pas encore à l'étude des effets des diverses radiations sur les éléments de la microfaune. Il est certain que quand nos connaissances nous permettront d'aborder de telles

études, les faunes saxicoles et arboricoles, et en particulier les faunes qui vivent sur les rochers nus, seront un matériel de premier choix.

D. VÉGÉTATION

Les trois régions étudiées principalement appartiennent à trois zones de végétation bien différente. La carte de la végétation de la France n° 78 dressée par H. GAUSSEN nous montre admirablement la succession des étages de végétation qui en quelques dizaines de kilomètres vont des terrains salés de la Salanque ou des dunes à *Ammophila arenaria*, jusqu'aux éboulis alpins du Canigou et du Carlite.

Dans les environs immédiats de Banyuls-sur-Mer, les associations les plus caractéristiques sont : 1° les garrigues littorales à *Passerina hirsuta* avec les rochers maritimes à végétaux rupicoles (*Matthiola incana*, *Senecio cineraria*, etc.). 2° les garrigues, surtout siliceuses, tantôt maigres, tantôt épaisses, cédant parfois la place au maquis impénétrable. Les Cistes (*C. albidus*, *C. monspelliensis* et *C. salviaefolius*), le Calycotome épineux (*Calycotome spinosus*) et l'Ajone à petites fleurs (*Ulex parviflorus*) sont les espèces les plus abondantes. 3° les petits bois de Chênes-lièges avec un sous-bois de Bruyères arborescentes et de Calycotomes, qui ne dépassent généralement pas l'altitude de 400 m. 4° les bois de Chênes verts qui se trouvent de 250 à 600 m environ, au fond des vallées. Le bois de la Roubire, sous le pic du Col del Tourn (716 m) qui occupe les flancs abrupts d'une cuvette est une des plus caractéristiques de ces petites forêts broussailleuses à travers lesquelles il est souvent difficile de se frayer un chemin.

La région de la Massane, à quelques kilomètres seulement de Banyuls, nous montre un paysage très différent avec une belle hêtraie qui occupe les flancs abrupts d'une vallée orientée d'abord Ouest-Est, puis Sud-Nord. Les Hêtres sont accompagnés de Chênes pubescents, de Chênes verts, de Houx de belle taille, d'Érables, de Pins noirs d'Autriche, etc... La hêtraie est à la limite inférieure de tolérance vis-à-vis de la sécheresse.

Aussi dès qu'une partie rocheuse de la vallée forme une plate-forme exposée au Sud, les Hêtres disparaissent rapidement pour céder la place aux Chênes pubescents, ou même aux Chênes verts clairsemés au milieu d'une lande à Genêts à balais (*Sarothamnus scoparius*). Sous la tour de la Massane, sur un flanc exposé au Sud, un bois dense de Chênes verts (fig. 4) forme un contraste saisissant avec le reste de la forêt. Dans le sous-bois se rencontrent *Anemone nemorosa* et *Corydalis solida*. Au-dessus, la forêt est remplacée par des pelouses pseudo-alpines.

En haute Cerdagne enfin, et toujours schématiquement, nous pouvons distinguer : 1° la forêt subalpine de Pins à crochet (*Pinus uncinata*), qui couvre de grandes étendues près de Font-Romeu, accompagnés de Genévriers nains (*Juniperus nana*), de Rhododen-

drons (*Rhododendron ferrugineum*) sur les versants Nord et frais, de Genêts purgatifs (*Genista purgans*) sur les versants ensoleillés et rocheux. 2° les pâturages subalpins avec de belles plantes comme *Aconitum napellus*, *Arnica montana*, *Gentiana lutea*, etc... 3° à ces pâturages font suite les pâturages alpins à *Festuca Eския* ou *F. ovina*. 4° les éboulis et les rochers avec *Sempervivum montanum*, *Potentilla nivalis*, etc...

IV. LES CONDITIONS DE VIE DANS LES MILIEUX SAXICOLES ET ARBORICOLES

A. GÉNÉRALITÉS

Nous venons de passer rapidement en revue les caractéristiques générales de notre aire de prospection en les considérant à l'échelle humaine, mais les données fournies par l'étude du climat général ou des climats locaux, ne nous permettent pas de comprendre la répartition des Oribates. Les facteurs climatiques jouent un rôle dans la répartition géographique des grands ensembles, mais si nous voulons connaître les raisons qui déterminent la formation de peuplements bien définis sur une surface limitée, nous devons étudier les facteurs déterminants à l'échelle de la microfaune et seulement à cette échelle-là. Disons tout de suite que nous avons envisagé cette étude en zoologiste et non en « micrométéorologiste », et c'est pour cela que nous appelons ce chapitre « Conditions de vie dans les milieux saxicoles et arboricoles ». Les caractéristiques physico-chimiques du substrat (roches ou écorces) ou de l'habitat (Mousses, Lichens), les facteurs microclimatiques ou écoclimatiques ne nous intéressent que dans la mesure où ils agissent sur la microfaune que nous étudions.

Notre but est l'étude des Oribates saxicoles et arboricoles et non celle de la structure des roches, de la chimie des Lichens ou de la physiologie cellulaire des Mousses. A notre avis, il est nécessaire de réagir contre la tendance qui pousse des chercheurs de plus en plus nombreux à faire passer l'étude physico-chimique du milieu avant celle des animaux qu'ils sont censés étudier. Bien souvent, aucune liaison n'est faite entre les données physiques ou microclimatiques et la faune elle-même, et on ne s'inquiète pas toujours de savoir si seulement une telle liaison existe. L'étude des milieux extrêmes a l'avantage de mettre en évidence ce qui est important, ce qui l'est moins et ce qui ne l'est pas du tout. Ce qui, d'ailleurs, est important pour un groupe d'animaux, peut ne pas l'être pour un groupe différent. Nous verrons même que dans un groupe aussi homogène que les Oribates, dans un habitat aussi réduit qu'une plaque de Lichens, deux espèces cohabitant peuvent réagir différemment aux variations des facteurs abiotiques et vivre à des moments différents. Il nous paraît donc nécessaire de subordonner l'analyse du milieu aux caractères propres de la faune que l'on étudie.

Un exemple convaincant de cette nécessité nous est donné par le milieu que nous étudions. Comme nous le verrons dans le cha-

pitre suivant, deux faunes vivent dans l'habitat saxicole et arboricole, une faune vraiment terrestre, composée essentiellement d'Acarriens et de Collembolés, et une faune vraiment aquatique, quoique vivant dans un milieu aérien, comprenant surtout des Protozoaires, des Rotifères, des Nématodes et des Tardigrades. A de rares exceptions près, ces deux faunes n'ont aucun rapport entre elles. Leurs périodes d'activité sont pratiquement complémentaires. En effet, les Protozoaires, les Rotifères, les Nématodes et les Tardigrades ne sont actifs que lorsque leur milieu est imbibé d'eau, c'est-à-dire pendant la pluie et une courte période suivant la pluie, ou bien dans des suintements permanents ou temporaires, ou des zones arrosées par des cascades, etc... Les Collembolés et les Acariens sont au contraire dans leur grande majorité en activité en dehors des périodes d'imbibition totale. Nous verrons d'ailleurs qu'il y a des exceptions et que certaines espèces terrestres se sont adaptées à vivre dans un milieu aquatique et cessent toute activité avec la disparition de l'eau libre. Cette faune entre alors en vie latente. Dans ces conditions l'étude de la variation de l'humidité relative ou de la température, qui sera importante pour la faune terrestre, n'aura que peu d'intérêt pour la faune aquatique. Pour d'autres facteurs, comme le pH, ce sera le contraire.

Nous n'aborderons pas ce chapitre suivant l'ordre classique qui consisterait à étudier successivement les facteurs physiques du substrat, puis de l'habitat proprement dit, et enfin les conditions microclimatiques qui y règnent, mais nous essaierons de classer les facteurs par ordre d'importance et de les réunir pour définir les conditions de vie dans les différents habitats que nous aurons à considérer.

Les conditions de vie dans les milieux saxicoles et arboricoles sont sous la dépendance d'un certain nombre de facteurs que nous pouvons classer de la manière suivante :

A. *Facteurs primaires*

1) Non climatiques

- a) topographiques
- b) géologiques, minéralogiques ou pétrographiques
- c) biotiques
 - action ou influence de la végétation
 - action des animaux
 - action de l'homme.

2) Climatiques

- a) insolation
- b) précipitations
- c) vent.

B. *Facteurs secondaires*

- a) température
- b) humidité
- c) nourriture.

Les facteurs secondaires sont sous la dépendance des facteurs primaires et agissent directement sur la microfaune. Dans les facteurs primaires nous distinguons les facteurs climatiques des facteurs non climatiques. Les premiers varient constamment avec l'heure et la saison, les seconds sont également variables, mais cette variabilité est moins évidente que pour les facteurs climatiques. La topographie d'une région ne se modifie que lentement par l'érosion. Il en est de même de l'évolution des formes végétales ou de l'action des animaux quand celle-ci provoque par exemple la formation de lichens *coniophiles* ou *ornithocoprophiles* ⁽¹⁾. Nous pouvons à l'échelle d'un travail de quelques années, considérer ces facteurs non climatiques comme des facteurs stables.

Nous allons passer en revue les différents types d'habitats qui se présentent aux peuplements saxicoles ou arboricoles en partant des plus simples vers les plus complexes.

B. LES MILIEUX SAXICOLES

1° LES ROCHERS NUS

Le rocher nu est l'habitat le plus simple que nous ayons à considérer.

L'absence de flore épilithique détermine des conditions de vie particulièrement rudes. La faune qui vivra éventuellement sur ces surfaces nues aura besoin de protection et de nourriture. La protection ne pourra être trouvée que dans les fentes du rocher, les fissures, ou les micro-cavités qui peuvent exister à la surface de la roche. La protection dépendra donc avant tout de la texture, de la structure ou de l'état de la roche elle-même. La nourriture sera apportée par le vent et viendra s'accumuler dans les interstices de la roche; son principal caractère sera d'être fugace.

Un tel habitat sera fréquenté, soit temporairement par des animaux venant de milieux voisins, lorsque les conditions sont favorables, soit par des animaux adaptés à ce mode de vie. Nous verrons par ailleurs que les Oribates sont représentés sur les rochers nus par des espèces appartenant à ces deux types de peuplements.

a) *La température sur les rochers nus*

Un facteur est déterminant pour le micro-climat du rocher nu, c'est l'exposition aux facteurs climatiques : insolation, pluie et vent.

(1) Les premiers sont ceux qui croissent sur les substances azotées et les déjections apportées sur le substratum sous forme de poussières, dans les zones de pacage traditionnel par exemple. Les deuxièmes sont ceux qui recherchent les déjections riches en azote et phosphates d'oiseaux divers. Ces conditions ne sont favorables que lorsqu'elles se perpétuent de nombreuses années.

1) *L'insolation*

L'insolation provoque sur la roche nue une élévation de température sensible. L'importance de l'insolation dans la répartition de la microfaune a été mise en évidence longuement par P. CASSAGNAU (1961, p. 87). La durée et l'intensité de l'insolation dépendent de la hauteur du soleil sur l'horizon, de la topographie, de la nébulosité et de la couverture végétale. Son étude comporte une partie théorique qui permet de déterminer pour un point donné la durée maximale possible d'insolation et une analyse directe à l'aide de solarigraphes enregistreurs qui mesurent le temps d'insolation, la nébulosité et l'intensité de la radiation totale.

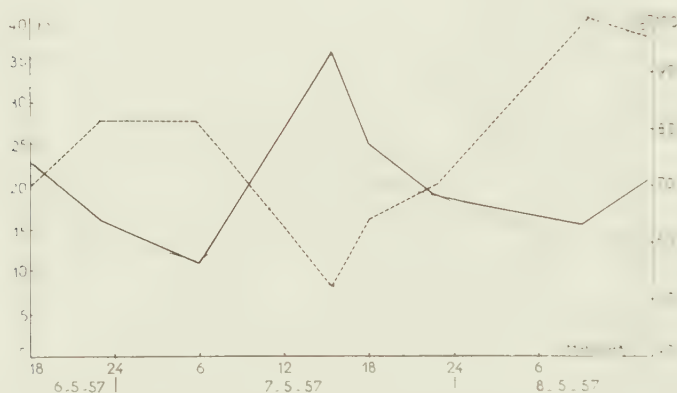


FIGURE 8. — Température sur la face Sud d'un rocher découvert (trait épais). En trait fin, la température de l'air et en pointillé, l'humidité relative (voir note infrapaginale, p. 45).

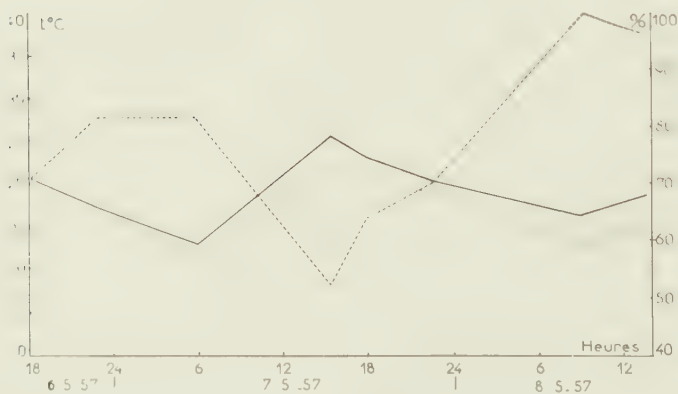


FIGURE 9. — Température sur la face Nord du même rocher que la figure 8 (trait épais). En trait fin, la température de l'air et en pointillé, l'humidité relative (voir note infrapaginale, p. 45).

Les figures 8 et 9 nous montrent les différences qui existent entre les variations de la température à la surface d'un rocher nu dans un lieu découvert, sur sa face Sud et sur sa face Nord. La figure 10 représente les variations de la température sur un rocher situé à quelques mètres, mais protégé par le couvert végétal ⁽¹⁾.

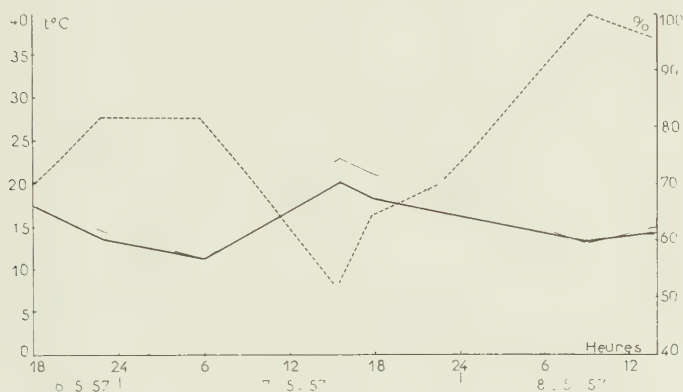


Figure 10. — Température à la surface d'un rocher en sous-bois (trait épais). En trait fin, la température de l'air et en pointillé, l'humidité relative (voir note infrapaginale, p. 45).

2) Influence de l'orientation

L'élévation de température dépend beaucoup de l'angle d'incidence des rayons solaires sur le substrat.

La radiation solaire est plus importante sur les surfaces obliques que sur les surfaces verticales ou horizontales.

Le tableau ci-dessous tiré de GEIGER (1950) nous montre parfaitement les différences suivant l'orientation.

Voici quelques exemples de l'influence de l'orientation :

Le 20-11-62, dans la vallée de Baillaury, Banyuls-sur-Mer. Sur schistes ensoleillés à 13 h. Surface verticale exposée au Sud : 33°; surface horizontale : 25°; température de l'air : 16°.

Le 23-1-62, dans la vallée de la Baillaury, sur des schistes ensoleillés, à 15 h 25. Surface oblique orientée S-O (vers le soleil) : 27°5; surface horizontale : 22°5; température de l'air : 13°.

Le 24-1-62, dans la vallée de la Baillaury, à 16 h 15. Sur schistes ensoleillés subverticaux exposés au S-O et recevant le soleil, très bas, de face : 29°5; schiste voisin mais orienté N-O et recevant le soleil rasant : 21°3; température de l'air : 17°9.

(1) Les mesures qui ont servi à faire la plupart des graphiques qui vont suivre ont été prises à quelques instants d'intervalle, et s'étalent sur 44 heures, du 6-5-1958 à 18 heures au 8-5-1958 à 14 heures. Chaque graphique est accompagné de la température et de l'humidité de l'air dans la zone étudiée, c'est-à-dire autour du refuge de la réserve de la forêt de la Massane, où nous avons pu réunir dans un espace restreint les différents habitats qui nous intéressent.

Radiation moyenne quotidienne en Cal/cm², par mois
(d'après J. SCHUBERT, 1928) cité par GEIGER (1950).

Radiation totale sur :	Mois											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Surface horizontale	20	44	102	196	276	319	269	223	165	81	25	15
Surface oblique 30° Sud	54	91	161	248	303	326	283	263	235	149	63	45
— 30° Est	18	42	96	182	251	289	240	204	153	76	24	14
— 30° Ouest	19	42	92	175	245	281	239	198	149	76	25	15
— 30° Nord	..	..	15	91	176	228	183	124	50	..	..	..
Mur vertical orienté Sud	74	106	146	158	136	120	113	143	184	157	82	65
— orienté Est	13	29	61	106	133	148	122	112	91	49	17	10
— orienté Ouest	14	29	56	99	126	139	121	106	88	49	18	12
— orienté Nord	..	..	..	1	11	23	14	4	0	..	..	..

Les surfaces sèches ont une élévation de température plus prononcée que les surfaces mouillées ou recouvertes d'une mince pellicule d'eau.

Exemple. — Le 20-1-1962, dans la vallée de la Baillaury, à 13 h, sur des schistes ensoleillés et obliques exposés à l'Est. Schiste sec : 32°-33°, suintements actifs à quelques centimètres de la première mesure et dans la même orientation : 23°4. La température de l'air s'élevait à 16°.

Le 23-1-62, au même endroit, nous avons relevé pour une température de l'air de 12°5 : 27°5-29° pour la surface sèche et 19°6 pour le suintement à 15 h 25.

Le 27-1-62, au même endroit : température de l'air, 17°; du schiste sec, 29° et du suintement, 22°2.

3) *Les températures maximales*

Les maximums les plus élevés se trouvent pendant l'été, et du fait des radiations solaires plus fortes, soit au bord de la mer, soit en haute montagne.

La température la plus élevée que nous ayons relevée sur le rocher nu, dans la vallée de Baillaury, le 6-VII-1959 a été de 54°6 pour une température de l'air de 28°7 (6-VII-1959).

Ces températures sont fréquentes l'été. Dans le chapitre précédent (p. 33) nous avons donné la température maximale de l'air pour 1959 : 36°3. La température du rocher doit s'élever dans ces cas extrêmes autour de 70°. Il faut signaler tout de même que ces températures sur rochers sont, comme nous allons le voir plus loin, extrêmement labiles.

L'orientation favorable à une forte insolation ne dure pas très longtemps. *L'été, les rochers ensoleillés présentent, lorsque les conditions sont favorables, des températures variant entre 50° et 70° dans la région de Banyuls-sur-Mer.*

L'hiver, pour les journées les plus froides mais ensoleillées, la température du rocher atteindra des valeurs assez élevées; pour une température voisine de 0°, nous aurons 15° au soleil et sur rocher nu.

Dans la région de la Massane, la température de l'air est moins élevée qu'à Banyuls. Aussi, d'une manière générale, nous aurons des températures maximales sur rocher moins fortes. Les maximums se situent toutefois entre 50° et 60°. Le même décalage existera pendant les mois d'hiver mais d'une manière générale, les surfaces exposées bénéficient, même pendant l'hiver, de températures toujours supérieures à 0°.

En haute montagne, la température de l'air est beaucoup plus basse, mais les radiations solaires sont fortes. Les rochers exposés au soleil bénéficient donc aussi d'une élévation de température importante.

A 2 400 m, nous avons noté sur un rocher ensoleillé 42°5 pour une température de l'air de 14°5 (Massif du Carlite, 18-8-1959). CASSAGNAU (1961, p. 76, fig. 17) a noté sur un toit situé à 2 000 m d'altitude, une

température voisine de 60° pour une température de l'air légèrement inférieure à 25°.

L'hiver, bien que les températures soient très basses en haute montagne, la radiation solaire jointe à l'effet de réflexion sur la neige provoque sur la surface des rochers une température relativement élevée.

4) *Les variations de température*

Le vent provoque une diminution de la température sur le rocher exposé au soleil, en éliminant la mince couche d'air chaud qui recouvre la surface. Ces couches d'air chaud sont rapidement remplacées par d'autres lorsque le vent cesse son action locale. Les fortes rafales de vent déterminent ainsi des baisses assez importantes.

Exemple. — Le 31-1-1962, dans la vallée de la Baillaury, pendant une tempête de vent N-O (Tramontane) et par temps clair et froid, nous avons relevé à 10 h 30 une température de l'air de 6° et une humidité relative de 48 %. Sur les rochers nus bien exposés, la température variait en quelques secondes de 11°5 à 16°. Les températures les plus basses correspondent aux rafales de vent, les plus hautes aux périodes de calme.

Dans une fente de rocher, la température, stable, s'élevait à 18°5. Cet effet est sensible, même lorsque le vent est très faible. Le 21-1-1962, au même endroit, mais par beau temps et vent léger, nous avons noté à 11 h 5 et pour une température de l'air de 12°5, des températures sur le rocher variant de 21 à 24°.

5) *Influence du substrat*

L'élévation de température provoquée sur le rocher nu par insolation ne dépend pas seulement de celle-ci, de l'exposition ou du vent, mais aussi des propriétés physicochimiques de la roche elle-même, et surtout de sa conductibilité thermique et de sa capacité calorifique.

L'échauffement en surface sera d'autant plus élevé que le coefficient de conductibilité thermique de la roche sera bas. Nous donnons dans le tableau ci-dessous quelques valeurs du coefficient de conductibilité thermique et la capacité calorifique de quelques types de roches (d'après A. CAILLEUX, 1952, p. 80).

	Conductibilité thermique $K \times 10^5$ cal/sec/cm	Capacité calorique en 1 000 cal /gr
Calcaire très dur	500	240
Calcaire dur	800	
Calcaire très tendre ..	800	150
Gneiss	400-820	176-195
Granite	290-970	132-192
Schiste	140-660	185

Ces coefficients de conductibilité thermique sont moyens, nettement supérieurs à ceux de la plupart des roches meubles. Pour un sable très sec comme celui du Sahara (F. PIERRE, 1958, p. 99), ce coefficient est égal à 30 environ, mais il augmente beaucoup si le sédiment est imbibé d'eau. Il peut être alors 5 à 20 fois plus élevé lorsque les pores sont totalement imbibés. Cela est dû au fait que l'eau est bonne conductrice. La porosité de la roche jouera donc un rôle dans sa conductibilité; nous reviendrons plus loin sur ce facteur qui est plus important vis-à-vis de l'humidité du milieu.

Nous voyons toutefois que ce coefficient est très différent suivant que nous avons affaire à un calcaire très dur, ou à un schiste sec. Nous devons donc nous attendre à avoir, à la surface des schistes, des températures plus élevées qu'à la surface des calcaires.

Bien que la conductibilité soit mauvaise en profondeur, en surface le réchauffement se propage assez loin en dehors de la zone directement ensoleillée.

Les capacités calorifiques sont relativement basses, ce qui provoque l'échauffement rapide de la roche dès que commence l'insolation et son refroidissement non moins rapide lorsqu'elle se termine. La capacité calorifique de l'eau étant beaucoup plus élevée, le réchauffement ou le refroidissement seront ralentis lorsque les roches seront imbibées d'eau. La porosité jouera donc également un rôle vis-à-vis de ce facteur.

Pour donner un exemple de la rapidité du réchauffement du rocher exposé au soleil, nous donnons ci-dessous, une série de mesures effectuées le 21-1-62 sur des schistes subverticaux exposés à l'Est, dans la vallée de la Baillaury. Le soleil a atteint le rocher entre 9 h 15 et 9 h 25.

	9 h 15	9 h 25	9 h 35	9 h 50	10 h 5	10 h 20	10 h 35	10 h 50
Air	4°5	6°	7°	8°	9°	10°3	11°	12°5
Rocher nu ...	4°8	8°2	11°	14°	16°7	19°3	21°	24°
Mousse rase .	—	9°	11°8	14°4	17°5	19°8	21°6	23°2
Maigre Lichen	—	9°3	13°	15°8	19°2	21°6	23°3	23°9

La baisse de température est un peu moins rapide, mais elle va assez vite également. Nous en donnons un exemple p. 60.

Dans l'exemple ci-dessus, le rocher n'a plus été exposé au soleil à partir de 15 h 15. A 18 h, la température de l'air était de 9° et celle du rocher de 9°2.

6) La température des rochers non soumis à l'insolation

La température du rocher non soumis à l'insolation est très proche de la température de l'air. Les figures 9 et 10 nous montrent ce caractère. La première indique la température à la surface exposée au Nord, d'un rocher en lieu découvert. Nous voyons que la température est très voisine de la température de l'air, mais légèrement supérieure. La seconde montre la température d'un rocher

en sous-bois. Elle est ici au contraire légèrement inférieure à celle de l'air. Cela est dû à ce que l'humidité relative de la couche d'air superficielle y est plus élevée que dans le rocher précédent.

Dans les zones de climat local froid, les températures sur rocher nu sont souvent inférieures aux températures de l'air. Dans la vallée de la Baillaury, l'entrée du vallon de Pouade constitue un îlot particulièrement froid. Il est formé par un petit bois de Chênes verts, à la lisière duquel se trouve l'entrée de la grotte de Pouade. L'ensemble est sur la pente Nord d'un petit mamelon calcaire (fig. 44).

Dans le petit bois nous avons relevé à 15 h 30, le 24-1-1962 : $12^{\circ}1$ pour la température de l'air et $8^{\circ}1$ contre la surface du rocher nu exposé à l'Ouest. Sur le même rocher, mais au Nord, 10° . A quelques centaines de mètres de là, la température de l'air atteignait 17° . Devant l'entrée de la grotte elle-même, la température de l'air était de $10^{\circ}3$ et celle du rocher de 7° . Au même endroit nous avons relevé un autre jour (le 27-1-1962) pour une température de l'air de $13^{\circ}4$, à 15 h, une température sur rocher nu de $10^{\circ}2$.

A la forêt de la Massane, le 13-12-1957, et par temps couvert, nous avons noté dans la forêt, pour une température de l'air de $8^{\circ}1$, $5^{\circ}3$ sur les rochers exposés au Nord, $7^{\circ}9$ sur les rochers exposés au Sud.

Le 8-2-1958, pour une température de l'air égale à 12° , nous avons trouvé, toujours dans la forêt, $10^{\circ}2$ sur rocher nu.

Les rochers nus subissent les températures minimales. Les différences avec les températures de l'air sont, dans ce cas, négligeables et la lecture de ces dernières permet de connaître la température des milieux saxicoles. *A cet égard, les différences entre les régions de Banyuls, de la Massane et de Font-Romeu sont très grandes et importantes.*

7) Conclusions

Nous pouvons résumer toutes ces observations sur la température des rochers nus, en disant que le facteur principal est l'insolation. Celle-ci provoque une élévation de température importante. Cette élévation de température est variable suivant la saison, la hauteur du soleil, l'orientation de la surface exposée par rapport aux rayons solaires, le vent et les propriétés physico-chimiques de la roche.

Le rocher nu, non soumis à l'insolation, présentera, sauf en bordure d'une zone ensoleillée, une température peu différente de celle de l'air. Les différences sont peu sensibles, soit positives, soit négatives, et dépendent principalement de la topographie et de l'environnement ainsi que des propriétés physico-chimiques de la roche.

b) Caractéristiques hygrométriques des rochers nus

1) Action des facteurs atmosphériques

Les phénomènes hygrométriques à la surface des rochers nus sont sous la dépendance de la plupart des facteurs que nous avons

déjà considérés pour la température. Les effets de ces facteurs interfèrent et rendent ces phénomènes très complexes, d'autant plus qu'il est pratiquement impossible de mesurer avec exactitude le degré hygrométrique d'une couche d'air de 1 ou 2 mm d'épaisseur. C'est en effet, dans le premier millimètre que vivent les animaux qui nous intéressent.

Parmi les facteurs atmosphériques, l'insolation jouera, bien entendu, un rôle de premier plan par son action desséchante. Il en est de même du vent qui apportera tantôt l'humidité, tantôt la sécheresse. Nous avons déjà souligné l'action prépondérante de la tramontane dans la plus grande partie des régions qui ont été étudiées. La tramontane est, la plupart du temps, un vent sec qui s'ajoute à l'insolation dans son action desséchante.

Les précipitations n'ont pas, sur les rochers nus, la même importance que dans les milieux édaphiques. Sur les rochers à fortes pentes l'action des précipitations sera très limitée, et leur intensité ne jouera, la plupart du temps, aucun rôle. Sur les plans inclinés, l'action des précipitations se fera de deux façons : ou bien l'eau de pluie s'écoulera seulement pendant la précipitation elle-même, ou bien elle continuera à s'écouler pendant plus ou moins de temps sous forme de suintements. La plupart du temps, les suintements sont temporaires, mais dans certains cas, ils durent très longtemps et forment des milieux très différenciés du point de vue biologique (fig. 44).

Les rochers en surplomb ne sont pas affectés par les précipitations. Les surfaces horizontales par contre peuvent retenir pendant longtemps les eaux de pluies.

Sur les rochers nus, l'action des brouillards peut être plus importante que celle des précipitations.

2) Importance des propriétés physico-chimiques des rochers

Dans le cas des rochers non soumis à l'insolation, les limites inférieures des degrés hygrométriques sont faciles à connaître, puisqu'elles correspondent forcément aux degrés hygrométriques de l'air, mais la plupart du temps l'humidité sera plus grande à la surface des rochers. C'est que, dans ce cas-là, interviennent les propriétés physico-chimiques de la roche elle-même et surtout sa porosité (H. SCHOELLER, 1955), constituée par l'ensemble des vides contenus dans la roche.

La porosité réelle d'une roche s'exprime en pourcentage; elle est la somme de porosités diverses :

1) *Porosité réticulaire* : eau zéolithique occupant les vides tubulaires dans les mailles cristallines. L'eau réticulaire est peu mobile.

2) *Porosité colloïdale* : l'eau colloïdale contribue au gonflement des roches ou de la matière humique et n'intéresse que les argiles.

3) *Microporosité* : les pores sont inférieurs à $1/10\mu$. L'eau qui occupe ces pores est l'eau de rétention qui ne peut être évacuée par évaporation. Ce sera la porosité des calcaires à grains très fins ou des rochers cristallins.

4) *Porosité capillaire* : les pores ont une taille comprise entre 1/10 de μ et 2,5 mm. L'eau monte par capillarité. C'est le cas des grès ou des fissures dans les roches massives.

5) *Macroporosité* : les pores ont une taille supérieure à 2,5 mm. Ce sont les gros graviers, les éboulis ou les grosses fissures.

Nous pouvons envisager la porosité sous une autre forme et classer les diverses porosités différemment : *porosité d'interstices*, *porosité vacuolaire*, *porosité des chenaux*.

La *porosité d'interstices* comprend en particulier la porosité réticulaire et la porosité colloïdale, mais aussi une *porosité intercrystalline* qui existe entre les cristaux d'une roche.

Elle est généralement faible, de 0,1 à 1 %, mais elle est importante car c'est celle des granites ou des calcaires cristallins. Elle s'oppose à la *porosité entre les particules libres* qui est plus importante.

La porosité vacuolaire est entièrement close. Elle ne joue donc aucun rôle dans le microclimat de surface.

La porosité sera très variable suivant les sédiments ou les roches. Schématiquement nous pouvons l'évaluer ainsi :

— *Roches sédimentaires* :

Supérieure à 50 % pour les argiles
de 25 à 40 % pour les sables et graviers.
de 10 à 20 % pour les grès.
de 1 à 20 % pour les calcaires.

— *Roches métamorphiques* :

Inférieure à 1 %.

En fait ce facteur est aussi fonction de l'état des roches et un granite altéré pourra avoir une porosité assez élevée.

Le tableau ci-dessous indique la porosité de différentes roches (H. SCHÖLLER, 1955).

Grès et quartzites

Grès compacts	4	%	
Grès jurassiques	4,20	%	— 6,80 %
Grès miocènes de Tunisie	20	%	— 37 %
Quartzite	0,21	%	— 0,8 %
Grauwake	0,4	%	— 4,2 %

Calcaires

Tuf calcaire (Italie)	10,5	%	66,58 %
Travertin	9	%	— 38 %
Craie (Nord de la France)	22,2	%	— 37,2 %
Marbre de Carrare	0,11	%	— 0,22 %
Dolomie (Allemagne)	1,5	%	— 22,15 %

Ardoises et schistes

Ardoises	1,91	%	— 5,66 %
Schistes argileux	0,54	%	— 0,70 %
Schistes siliceux			jusqu'à 2,70 %

Granites

Bien que faible, elle existe et est prouvée par l'altération.

Granite à grains fins	0,05	%	— 0,45 %
Granite à gros grains	0,36	%	— 0,86 %
Granite (Allemagne)	1,82	%	— 9,32 %
Granite altéré			jusqu'à 13,6 %

Gneiss et micaschistes

Ils ont une porosité légèrement supérieure à celle des granites. Les pores des roches sont susceptibles d'être remplis d'eau.

La porosité d'une roche peut être définie comme étant la somme de la *capacité de libre écoulement* de cette roche, c'est-à-dire le volume d'eau qui s'écoule librement et de sa *capacité de rétention* qui est le volume d'eau retenu après égouttement de la roche préalablement saturée d'eau. La *capacité de rétention* est connue par la mesure de l'eau de carrière de la roche, c'est-à-dire l'eau qu'elle contient dans les conditions naturelles de gisement.

Dans les roches l'eau aura plusieurs origines. L'eau de pluie ne pénétrera dans la roche directement par infiltration que dans le cas de roches très poreuses quand les conditions seront favorables, par exemple sur une surface horizontale.

Par contre les eaux d'infiltration, ou même les eaux souterraines, pénétreront dans la roche et occuperont en partie les vides. Au fur et à mesure que cette eau s'évapore en surface, les vides sont à nouveau occupés par l'eau venant des zones inférieures. Les hydrogéologues appellent ces eaux les eaux *vadoses*. Elles font partie des eaux souterraines météorologiques, qui ont leur origine dans l'infiltration de l'eau de pluie. Les eaux *vadoses* ressortent après un temps relativement court. Elles sont sujettes à un certain hydrodynamisme.

Les eaux *vadoses* reviennent donc à la surface des rochers, s'évaporent, et cette évaporation provoque dans les premiers millimètres une couche d'air à fort degré hygrométrique.

Ces eaux vadoses peuvent aussi ressortir sous forme de suintements temporaires ou permanents.

Les forces qui contrôlent les mouvements de l'eau dans les roches sont la cohésion, l'adhésion, la pesanteur et la tension de vapeur d'eau. L'eau se présente dans la roche sous des formes diverses :

— *Vapeur* de l'atmosphère des vides dont nous venons de parler.

— *L'eau de constitution* qui fait partie de la constitution chimique des masses minérales et qui ne joue aucun rôle dans les phénomènes qui nous intéressent.

— L'eau *imbibée* ou *zéolithique* ou *interréticulaire* qui occupe des positions bien déterminées.

— L'eau des *colloïdes* retenue par les substances colloïdales.

— *L'eau hygroscopique* adhérant fortement par absorption à la surface des particules et provenant de l'humidité de l'atmosphère.

— *L'eau adhésive* qui est l'humidité d'attraction moléculaire par les parois et entre les diverses molécules de l'eau. Elle comprend l'eau *pelliculaire*, l'eau *angulaire* et l'eau *capillaire* suspendue.

L'humidité à la surface des roches peut être définie comme la résultante des différentes formes de l'eau atmosphérique d'une part, et des eaux contenues dans la roche d'autre part. Dans la roche, ce sont la vapeur de l'atmosphère des vides et l'eau adhésive qui joueront un rôle important par temps sec ou lorsque la roche est exposée au soleil; par temps humide ou à l'ombre, c'est surtout l'eau hygroscopique. En simplifiant, nous avons d'une part, des phénomènes d'évaporation, et d'autre part, des phénomènes de condensation.

Tant que la roche contient de l'eau libérable, sa surface, même

ensoleillée, aura un degré hygrométrique élevé. Ce phénomène est visible sur les parois schisteuses où la couleur diffère beaucoup suivant que la roche est humide ou non. On remarque aussi des touffes minuscules de Mousses qui sont constamment mouillées, même pendant une insolation prolongée. L'été, lorsque l'insolation est forte et prolongée, l'évaporation est trop rapide et la surface sèche. A ce moment, l'humidité en surface sera inférieure à l'humidité de l'air. Dès que l'insolation est terminée, les phénomènes s'inversent rapidement.

c) *La nourriture sur les rochers nus*

La nourriture sur les rochers nus est apportée par le vent ou par la pluie qui peut accumuler les matières organiques dans les endroits favorables. La pluie et le vent ont aussi un rôle contraire et empêchent la nourriture de rester longtemps. Il y a donc antagonisme, ici aussi, entre l'action favorable et défavorable des deux facteurs. Comme nous le verrons tout au long de ce travail, le facteur nourriture est manifestement le plus important dans la répartition des êtres vivants. Partout où se trouve de la nourriture et quelles que soient les conditions, des êtres vivants se seront adaptés à ces conditions et utiliseront cette nourriture.

Les rochers nus fournissent un remarquable exemple de cette loi naturelle. En effet, ils sont saupoudrés, surtout au printemps et en été, d'une nourriture de premier choix, le pollen. Ce pollen n'est pas perdu, et toute une microfaune de Collembolés et d'Acaréens picore les grains épars sur le rocher ou agglutinés dans les fentes. Les éléments de cette faune sont diversement adaptés à ces conditions de vie. Ces animaux sont dans leur grande majorité lucifuges, hygrophiles ou tout au moins mésophiles. La plupart, imparfaitement adaptés au milieu, ne l'occupent que temporairement, mais certains s'y sont adaptés d'une manière parfaite, par leur morphologie comme par leur physiologie.

2. LES ÉPILITHES

a) *Les types d'épilithes*

Aux facteurs substratiques s'ajoutent, dans les épilithes, les facteurs particuliers de l'habitat proprement dit. Les animaux trouvent dans les Lichens, les Mousses ou les phanérogames un abri et de la nourriture abondante.

La valeur de cet habitat est très variable, et du rocher nu au lithosol ou sol squelettique, tous les intermédiaires peuvent se trouver. Nous pouvons, en schématisant un peu, classer les habitats en trois grandes catégories :

1) *L'habitat est formé seulement par le végétal épilithe*

Il n'y a pratiquement pas de matière organique étrangère ou de particules minérales. Ce sont des formes étalées (Lichens crusta-

cés ou muscinées). Les animaux vivant dans ces habitats n'auront pour nourriture que les cellules du thalle, ou tout au plus la nourriture qui se trouverait également sur des rochers nus.

Parmi les Lichens crustacés nous pouvons citer : les *Verrucaria*, les *Lecanora*, les *Caloplaca*, les *Buellia* et surtout les *Pertusaria*.

Les Lichens crustacés ne peuvent pas toujours constituer un habitat valable pour la microfaune, leur thalle en croûte ayant une épaisseur trop faible et faisant corps avec la roche comme par exemple : *Rhizocarpon geographicum*.

Quand ils sont plus épais, au contraire, ils peuvent abriter des Oribates ou d'autres animaux (Psoques), par exemple *Pertusaria rupicola* à la Massane.

Certains Lichens foliacés sont aussi réduits que les Lichens crustacés. Les *Physcia* forment souvent des rosettes étroitement appliquées au substrat. Il en est de même d'*Anaptychia fusca* ou du très commun *Xanthoria parietina*.

Les muscinées appartenant à cette catégorie sont surtout des Hépatiques (*Frulania*), ou des Mousses très rases.

2) *L'habitat est formé du végétal épilithe accompagné d'éléments organiques et minéraux moins importants que le végétal.*

Nous classons dans cette catégorie un grand nombre de Lichens et de muscinées où le végétal est accompagné de particules minérales diverses et de matières organiques, apportées par le vent ou les eaux de ruissellement.

Parmi les Lichens, ce sont surtout des Lichens foliacés plus ou moins bien fixés au substrat par des rhizines. Entre les lobes du Lichen, et au milieu des rhizines s'accumulent les particules organiques et minérales. Un très grand nombre d'espèces de *Parmelia* (*P. caperata*, *P. conspersa*, etc.), des *Peltigera*, des *Lobaria* sont à placer dans cette catégorie.

Parmi les Mousses, ce sont des espèces qui sont peu adhésives au substrat et qui poussent dans une très faible épaisseur d'éléments minéraux et organiques. Ceux-ci sont concentrés dans la partie brunnâtre, inférieure de la mousse.

Dans cette catégorie, se placent donc des Lichens et les muscinées qui sont accompagnés d'éléments étrangers, de poids et de volume inférieurs à ceux du végétal.

3) *L'habitat est formé du végétal épilithe accompagné d'éléments organiques et minéraux plus importants que le végétal.*

Le végétal est tantôt une Mousse, tantôt une Mousse accompagnée de Lichens, tantôt une Fougère ou un végétal supérieur. C'est aussi mais plus rarement un Lichen seul. Ces végétaux sont accompagnés d'un véritable coussinet de terre qui est supérieur en poids au végétal lui-même. Comme nous l'avons déjà dit, nous n'avons

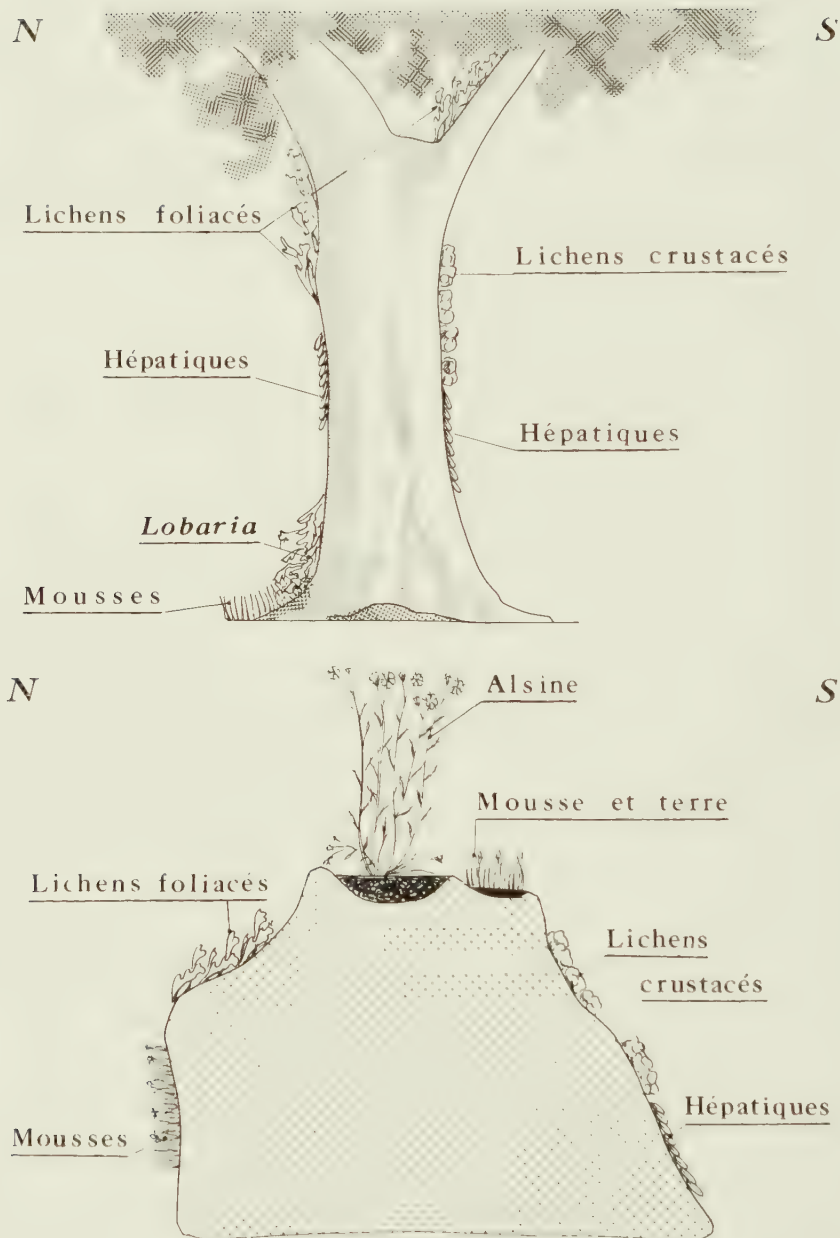


FIGURE 11. — Représentation schématique des différents habitats saxico-arborescents. En haut, habitat de la 1^{re} et 2^e catégorie sur l'arbre. En bas, sur rocher : à droite, des habitats de la 1^{re} catégorie; à gauche, des habitats de la 2^e catégorie et en haut des habitats de la 3^e catégorie.

étudié que les coussinets peu épais (2 à 3 cm d'épaisseur), ou alors très isolés. Lorsque l'épaisseur de la terre est plus grande, on est en présence de sols squelettiques ou lithosols qui sont des milieux intermédiaires.

Dans cette catégorie, se placent un grand nombre de Mousses souvent peu développées, mais accompagnées d'une quantité assez importante de terre (*Pterogonium ornithopodioides* par exemple). Nous pourrions aussi citer la plupart des Fougères, et parmi les végétaux supérieurs, des Graminées, des Caryophyllées, des Crassulacées, etc.

Ces trois catégories correspondent, bien que schématiquement, à des types d'habitat bien différenciés microclimatiquement et surtout du point de vue de la nourriture. Les possibilités de vie seront plus grandes, plus variées dans le deuxième groupe que dans le premier et dans le troisième que dans le deuxième. Ces catégories sont schématisées sur la figure 11.

b) La température dans les épilithes

La température dans les épilithes est sous la dépendance de l'insolation comme pour les rochers nus.

Les figures 12 et 13 indiquent les températures prises, d'une part dans des Mousses et des Lichens crustacés exposés au soleil, et d'autre part, dans des Lichens foliacés et des Hépatiques sur le même rocher, mais exposés au nord.

Ces exemples pourraient être multipliés.

Nous ajoutons ci-dessous les chiffres obtenus par A. SCHADE, et cités par GEIGER (1950). Ils sont relatifs aux températures maximales et minimales relevées en 1912 et 1913 dans deux Muscinées voisines mais exposées différemment : *Leptoscyphus taylori* est situé sur une paroi rocheuse orientée au N-E et très ombragée, alors que *Webera nutans* est exposée sur une crête rocheuse en plein Sud. Ces mesures ont eu lieu près de Wehlen en Allemagne.

	Maximums		Minimums	
	Sud	N-E	Sud	N-E
du 15-XI-12 au 5-III-1913	16°2	5°2	— 7°7	— 6°
du 5-III-1913 au 1-IV	28°	9°3	— 1°6	— 2°
du 2-IV au 2-V	47°1	13°	— 2°	— 2°2
du 3-V au 2-VI	55°1	16°	2°9	1°8
du 3-VI au 6-VII	55°7	16°4	7°	6°9
du 7-VII au 31-VIII	47°	14°7	6°9	7°3
du 1-IX au 11-X	44°3	13°6	2°6	4°8
du 12-X au 2-XI	24°	9°1	1°	2°5
du 3-XI au 30-XI	15°3	8°9	2°6	0°

Ces chiffres sont éloquentes. Ils nous montrent en particulier que les températures minimales sont peu différentes suivant que l'habitat est exposé au Sud ou non. Les différences portant sur les températures maximales sont très fortes; à notre avis elles sont d'ailleurs trop fortes, et nous ne pensons pas qu'elles correspondent à la réalité. Ces mesures ont été faites avec des thermomètres à maximum et à minimum conçus pour être utilisés sous abri, et non pas pour être exposés longtemps au soleil, car les effets thermiques produits par le verre de l'appareil faussent alors les mesures. Il n'est pas moins vrai que les écarts entre un biotope ensoleillé et un biotope non ensoleillé sont toujours considérables, et c'est ce qui est important pour la microfaune, qui dans de tels milieux, n'en est pas à quelques degrés près.

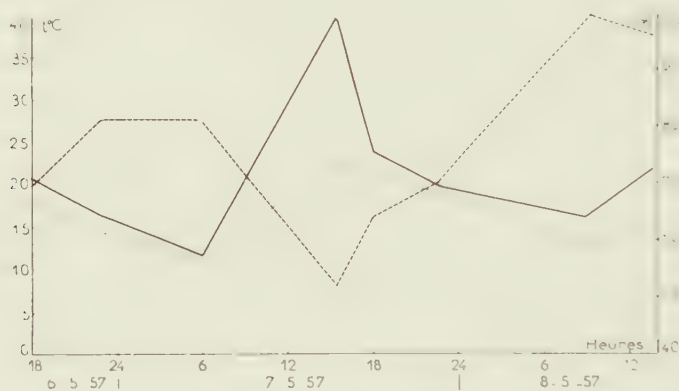


FIGURE 12. — Température dans les Mousses sur la face Sud d'un rocher découvert (trait épais); en trait fin, la température de l'air et en pointillé, l'humidité relative (voir note infrapaginale, p. 45).

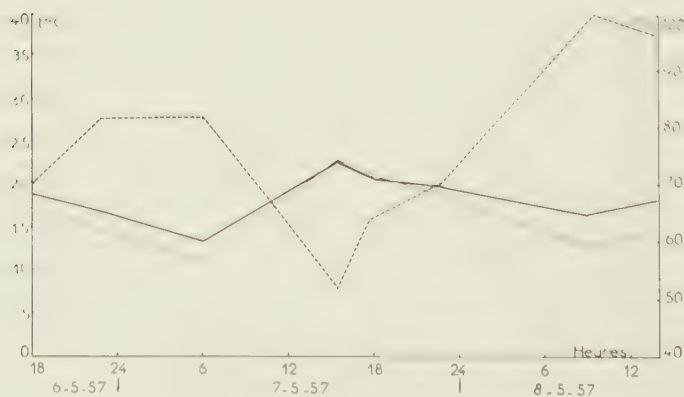


FIGURE 13. — Température dans des Mousses et des Lichens sur la face Nord d'un rocher découvert (trait épais). En trait fin, la température de l'air et en pointillé, humidité relative (voir note infrapaginale, p. 45).

Un autre bon exemple est donné par LANGE (1953, p. 76) dont nous reproduisons la figure (fig. 14).

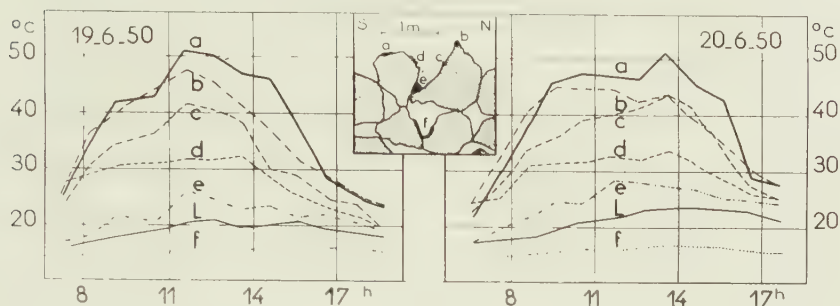


FIGURE 14. — Température et emplacement schématique sur des blocs de basalte de quelques Lichens : *Rhacomitrium heterostichum* (a), *Stereocaulon coralloides* (b), *Cladonia pyxidata* (c), *Gymnomitrium obtusum* (d), *Scapania compacta* (e) et *Crocynia membranacea* (f). L = température de l'air (d'après O. LANGE, 1953).

D'une manière générale, sur les rochers ensoleillés les épilithes ont une température élevée, souvent supérieure à celle que l'on constate sur les rochers nus voisins lorsque l'insolation est maximale et pour les épilithes des deux premières catégories. Cela est normal puisque l'air dans les épilithes se renouvelle moins facilement que sur la surface nue du rocher où la couche d'air chaud est beaucoup plus instable, surtout lorsqu'il y a du vent, par exemple.

C'est ainsi que dans l'exemple choisi pour les graphiques, la température sur le rocher nu s'élevait à 35°8 contre 40°6 dans les Mousses sèches, et 40°2 dans un Lichen crustacé, *Pertusaria rupicola*.

Pour l'exemple donné page 48, la température dans un maigre Lichen crustacé s'élevait à 17°8, dans un mince coussinet de Mousses à 16°8 alors que la température du rocher variait de 11°5 à 16°. Dans une Mousse plus importante, on notait 18°6.

Dans l'exemple cité p. 49, nous voyons également que le Lichen et la Mousse ont une température plus élevée que le rocher nu. Par contre, lorsqu'il n'y a pas de vent et que la nappe d'air chaud superficielle n'est pas renouvelée, les surfaces nues ont une température plus élevée que les épilithes. C'est également le cas d'un épilithe imbibé d'eau ou seulement humide.

Exemples. — Le 21-1-1962, près de la grotte de Pouade, dans la vallée de la Baillaury (Banyuls-sur-Mer) : A 15 h 30, sur une surface schisteuse exposée au S-O : T de l'air : 14°; T à la surface du rocher : 26°7; T dans une touffe de *Sedum* : 25°; T dans une *Parmelia* : 22°5; T dans un coussinet de Mousses : 23°8.

Le 27-1-1962, vallée de la Baillaury. Schiste exposé au Sud, à 14 h 30, soleil rasant sur les schistes : T de l'air : 17°; T sur schiste nu : 25°3; T dans un lichen crustacé : 22°4; T dans un petit coussinet de Mousses et terre : 21°9.

Le 23-1-1962, vallée de la Baillaury, sur des schistes exposés au S-O, à 15 h 30 : T de l'air : 13°; T sur une surface verticale du rocher :

27°5-29°; T dans une touffe de Graminées sur la surface horizontale du rocher : 18°8; T sur le même rocher, mais à l'ombre : 12°4; T dans la terre à l'ombre : 14°1.

La différence est souvent grande entre le rocher nu et l'épilithe mouillé (dans l'exemple précédent, 7 à 8°).

Comme pour les rochers nus, la température sur les surfaces ensoleillées horizontales est beaucoup moins élevée que sur les surfaces obliques exposées perpendiculairement aux rayons.

Au cours de la journée et de l'ensoleillement la température dans la couverture végétale s'élèvera moins rapidement que sur le rocher nu, mais baissera moins rapidement lorsque l'insolation cessera.

Ces phénomènes sont d'autant plus marqués que l'épaisseur de l'épilithe est plus grande. Pour les épilithes de la première catégorie, les températures seront très voisines de celles existant sur la surface nue, et il n'y aura qu'un léger décalage dans les courbes.

Pour les épilithes de la deuxième catégorie et surtout de la troisième, les différences seront plus grandes :

Vallée de La Baillaury, janvier 1962

	Soleil	Ombre	
	15 h	16 h	17 h
Rocher	26°7	15°	12°3
<i>Parmelia</i>	22°2	17°5	14°
Mousse	23°8	17°3	13°9
<i>Sedum</i>	25°	18°4	16°
Air	14°	10°6	10°

A l'ombre, les caractéristiques microclimatiques sont également parallèles. Généralement proches de la température de l'air, les températures à l'intérieur des épilithes sont un peu élevées ou un peu plus basses suivant les cas.

Elles sont plus élevées surtout dans les lieux découverts et moins élevées dans les lieux toujours abrités du soleil, comme un sous-bois par exemple, ou surtout dans les lieux exposés au Nord, à climat local relativement froid. Nous avons donné, pour les rochers nus, un exemple de ces îlots froids pour les environs de la grotte de Pouade. Les températures des épilithes y sont aussi plus basses que celles de l'air.

Le 24-1-1962, à 15 h 10, dans le petit bois de Chênes verts :

T de l'air : 12°1; T dans les Mousses sur rocher vertical exposé à l'Ouest : 8°; T dans les Mousses sur rocher vertical exposé au Nord : 9°4; T de la terre dans une fente de rocher vertical : 8°1; T dans des Algues unicellulaires et de la terre sur rocher vertical : 7°9; T dans des Mousses sur un rocher horizontal sous un buisson : 8°2; T dans des Mousses sur un rocher horizontal isolé : 7°1; T dans un Lichen sur rocher horizontal isolé : 7°.

Les mêmes habitats, repris le 27-1-1962, à 15 h, nous donnent pour une température de l'air de 13°9, respectivement : 10°2; 12°3; 12°8; 11°; 11°5; 12°4; 10°4 et 10°9.

Dans un cas comme dans l'autre, la température du rocher nu était légèrement supérieure à celle des épilithes : 10° et 13°1, quoique elle-même inférieure à celle de l'air.

En dehors du bois, dans un endroit découvert, mais toujours face au Nord, ces caractéristiques sont aussi marquées :

A 16 h 15, le 24-1-1962, devant l'entrée de la grotte : T dans une *Parmelia* sur rocher oblique : 6°3; T dans une Mousse voisine : 5°7; T de l'air : 10°3.

A quelques kilomètres de là, dans la même vallée de la Baillaury, la température de l'air était de 17°9.

A la forêt de la Massane, nous avons les mêmes caractéristiques.

Le 13-12-1957 : T de l'air dans la forêt : 8°1; sous des Mousses sur rocher face Nord : 6°3; dans *Pertusaria* (Lichen crustacé) face Sud : 8°5.

L'action de l'orientation est sensible pendant l'hiver en forêt et non l'été, du fait que pendant l'hiver le feuillage ayant disparu, les rochers ou les arbres bien exposés peuvent alors subir une insolation assez importante.

Comme pour les rochers nus, les températures minimales seront voisines de celles de l'air. Dans les épilithes également la faune n'est pas à l'abri des variations thermiques.

c) *Les caractéristiques hygrométriques dans les épilithes*

Sur les rochers nus, les facteurs déterminants sont, nous l'avons vu, l'insolation, l'humidité de l'air (plus que les précipitations) pour les facteurs climatiques et les caractéristiques physico-chimiques du substrat, c'est-à-dire des roches. Dans les épilithes, ces mêmes facteurs auront la même importance, mais les précipitations joueront un rôle capital. De plus, les propriétés physico-chimiques des épilithes ont une action déterminante qui s'ajoute à celle qui est due aux propriétés des roches analysées par ailleurs.

Ces questions ont été traitées par de nombreux Bryologues et Lichénologues. Nous allons extraire de leurs travaux, en le résumant, ce qui est important pour la microfaune.

Les Lichens et les Mousses sont des plantes reviviscentes. Ils subissent de grandes variations de leur teneur en eau, suivant la plus ou moins grande humidité.

JUMELLE (1892) donne les rapports existant entre le poids du thalle des Lichens à différents degrés d'imbibition et le poids du thalle sec après passage à l'étuve. Par temps sec, ce rapport varie entre 1,14 et 1,21, et par temps humide entre 1,38 et 2,66. A saturation, après immersion dans l'eau, il s'établit entre 2 et 4,31. Ces chiffres sont comparables à ceux trouvés chez les Mousses. Ils correspondent à une teneur d'eau comprise entre environ 12 % et 77 % du poids total, la moyenne s'établissant autour de 50 % par temps humide.

Chez les Lichens gélatineux, la teneur en eau peut être beau-

coup plus élevée (pour un *Collema*, le poids du thalle humide est 35 fois supérieur au poids du thalle sec).

Les Lichens comme les Mousses empruntent l'eau qui leur est nécessaire d'une part à l'humidité atmosphérique et à l'eau météorologique, d'autre part au substrat. Ces végétaux sont capables de tirer de l'eau non seulement de l'air saturé, mais aussi de l'air non saturé. Cette absorption de l'eau à l'état de vapeur est lente et faible, mais elle n'en existe pas moins et crée dans la Mousse ou le Lichen une atmosphère beaucoup plus humide que celle de l'air.

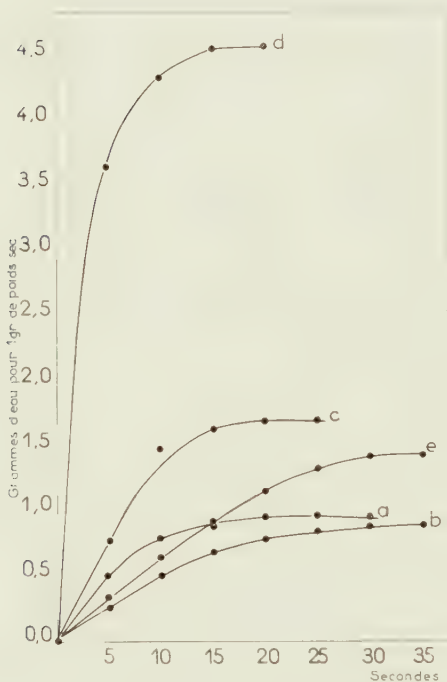


FIGURE 15. — Absorption de l'eau liquide par immersion chez quelques Lichens : a, *Cetraria norvegica*; b, *Lobaria amplissima*; c, *Nephroma lusitanicum*; d, *Parmeliella plumbea*; e, *Sticta fuliginosa* (d'après DEGELIUS, cité par des ABBAYES, 1951).

L'absorption de l'eau de pluie par contre est rapide, et la saturation du thalle se fait généralement en moins d'une minute (fig. 15).

L'évaporation de l'eau est plus lente que l'absorption, mais cependant rapide. Elle dépend de l'humidité ambiante et de la température. L'insolation activera beaucoup le processus de dessiccation (figs. 16 et 17).

Ces particularités physiques des Lichens et des Mousses ont amené des auteurs qui se sont intéressés à l'écologie de ces plantes, à faire des constatations qui nous paraissent très importantes pour l'écologie des microfaunes qui habitent dans ces végétaux. C'est ainsi que DUGUY (1939, p. 379 et p. 2017) pense que l'écologie des Lichens tient en grande partie aux propriétés qu'ils ont de résister d'une part à la dessiccation (*énantioxérie*) et d'autre part à l'imbibition prolongée (*énantiohygie*).

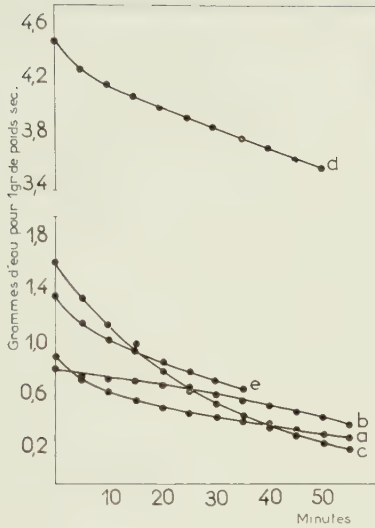
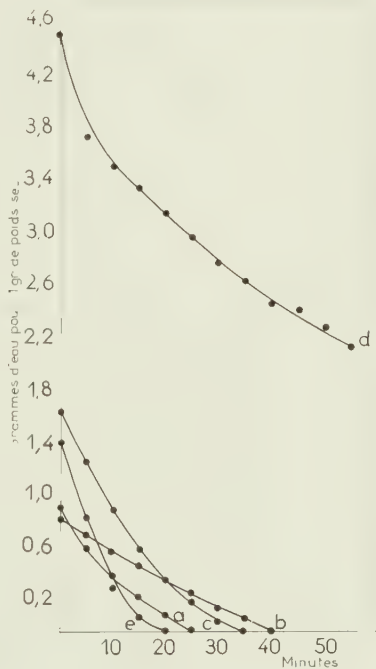


FIG. 16. — Évaporation de l'eau à l'ombre, de divers Lichens : a, *Cetraria norvegica*; b, *Lobaria amplissima*; c, *Nephroma lusitanicum*; d, *Parmeliella plumbea*; e, *Sticta fuliginosa* (d'après DEGELIUS, cité par des ABBAYES).

Ce sont les limites de ces deux facteurs qui décident bien souvent de la répartition des espèces. Le Lichen *Xanthoria parietina*, par exemple, qui est une espèce xérophile, est gravement lésé par deux mois de siccité complète. Il est également altéré par une humectation trop longue (dix jours).

FIGURE 17. — Évaporation de l'eau à la lumière directe du soleil, de divers Lichens : a, *Cetraria norvegica*; b, *Lobaria amplissima*; c, *Nephroma lusitanicum*; d, *Parmeliella plumbea*; e, *Sticta fuliginosa* (d'après DEGELIUS, cité par des ABBAYES).



A une forte énantioxiérie ne correspond pas forcément une énantiohygrie faible, et réciproquement. DUGUY caractérise ainsi les Lichens banaux comme étant ceux qui ont à la fois une énantioxiérie et une énantiohygrie fortes. Les Lichens des substratums secs, sous les climats humides, sont ceux qui ont une énantioxiérie faible et une énantiohygrie assez faible. Les Lichens des points de suintements sous climat sec, ont une énantioxiérie et une énantiohygrie fortes, etc. Il ne suffit donc pas, lorsqu'on veut faire une classification écologique rationnelle, de faire intervenir seulement les affinités pour les degrés croissants d'humidité, mais de faire intervenir pour chaque espèce, *à la fois sa résistance à la sécheresse et sa résistance à l'humidité*.

Il est évident que les caractéristiques physiques des habitats jouent un grand rôle dans les répartitions de la microfaune. Les espèces qui vivront dans des Lichens à forte énantioxiérie seront capables de supporter de longues périodes de sécheresse. Les espèces vivant dans des Lichens à forte énantiohygrie seront susceptibles de supporter une imbibition totale longue, ou même une immersion prolongée.

d) *La nourriture dans les épilithes*

Dans les épilithes, la nourriture est assez abondante. Les poussières déposées par le vent ou le ruissellement des eaux de pluies dans les crampons des Lichens, dans les rhizoïdes des Mousses se composent d'éléments minéraux et organiques très divers. Les végétaux y trouvent les sels minéraux et surtout les nitrates et les phosphates qui sont nécessaires à leur développement. Les animaux y trouvent des débris végétaux de toutes sortes, des spores ou des hyphes de champignons, des graines, etc. Les végétaux eux-mêmes sont une source de nourriture pour un certain nombre d'espèces. La plupart ne seront pas sélectives, et se nourriront aussi bien des matières organiques accumulées par le vent, que des cellules des Mousses ou des Lichens; les autres auront un régime très spécialisé, et ne se nourriront que du végétal.

e) *Le pH dans les épilithes*

Le pH est un facteur négligeable pour la microfaune terrestre qui habite les milieux saxicoles et arboricoles. La majeure partie des espèces est active en dehors des périodes d'imbibition totale. Quelques espèces pourtant, comme nous le verrons par ailleurs, deviennent actives lorsque le milieu est complètement saturé d'eau. Dans ces cas-là, le pH peut avoir une réelle importance.

D'une manière générale, et quel que soit le substrat, le pH est très voisin de 7. Nous devons ajouter qu'en période d'imbibition totale, le pH subit des variations importantes en rapport avec le métabolisme du végétal. Les valeurs sont très différentes, le jour et la nuit. Elles varient aussi avec la durée d'imbibition.

Nous avons fait toutefois un grand nombre de mesures tantôt au Laboratoire, tantôt sur le terrain à l'aide du pHmètre PONCELLE.

Nous avons trouvé les valeurs allant de 5, 6 à 7, 6 le plus souvent voisines de la neutralité. Nous n'avons pas cru nécessaire de donner le détail de ces mesures. Nous aurions agi différemment si nous avions étudié la microfaune aquatique des Mousses ou des Lichens (Protozoaires, Tardigrades, Nématodes, Rotifères). Pour ces animaux le pH joue sûrement un rôle important.

C. LES MILIEUX ARBORICOLE ET CORTICICOLE

L'habitat arboricole ou corticicole ressemble beaucoup à l'habitat saxicole. Ce sont souvent les mêmes espèces de Lichens ou de Mousses qui recouvrent les troncs d'arbres et les rochers.

Les caractéristiques microclimatiques sont valables pour les uns comme pour les autres, et les différences, comme nous le verrons, ne sont pas bien grandes.

1. LES ÉCORCES

a) *Caractères particuliers des écorces*

Du point de vue substrat, l'arbre est toutefois assez différent du rocher. C'est un être vivant dont l'enveloppe, l'écorce, se présente sous des formes diverses. L'écorce joue un rôle dans la transpiration de l'arbre, et par là même, elle intervient dans les conditions de vie de la microfaune. A cause de leur rôle important, les écorces ont été étudiées par les Lichénologues. Ceux-ci ont remarqué que les espèces très hygrophiles qu'on rencontre couramment sur les Chênes et les Hêtres, sont toujours absentes sur les troncs de Pins, dans une même forêt. Par contre, les troncs de Pins auront des espèces qui fuient une trop forte humidité *rémanente*. Des ABBAYES appelle ainsi l'humidité provenant de l'eau météorique retenue plus ou moins longtemps dans la terre, les tapis de Mousses et les écorces rugueuses (1932, p. 1096). Cet auteur a déterminé le pouvoir « rétenseur » vis-à-vis de l'humidité des écorces de Pin sylvestre et de Chêne (fig. 18). Il conclut : 1° que le Chêne retient dans son rhytidome, c'est-à-dire son écorce, plus d'humidité que le Pin; 2° qu'il la libère plus régulièrement; 3° que les quantités horaires libérées sont plus fortes; 4° que, partant, l'humidité retenue par le rhytidome du Chêne est utilisable pour le Lichen pendant un temps plus long et à plus forte dose que celle retenue par celui du Pin.

Les arbres dont l'écorce est lisse et peu épaisse comme le Hêtre, sont très différents. Leur écorce ne peut pas libérer d'humidité *rémanente*. Par contre, la végétation épiphyte bénéficie de l'humidité provenant de la transpiration par les lenticelles. Cette transpiration est bienfaisante, car les troncs de Hêtres sont colonisés par les mêmes espèces de Lichens que les Chênes. L'influence des lenticelles est également favorable pour les Chlorophycées aériennes.

L'habitat arboricole diffère donc essentiellement de l'habitat saxicole par les propriétés des écorces.

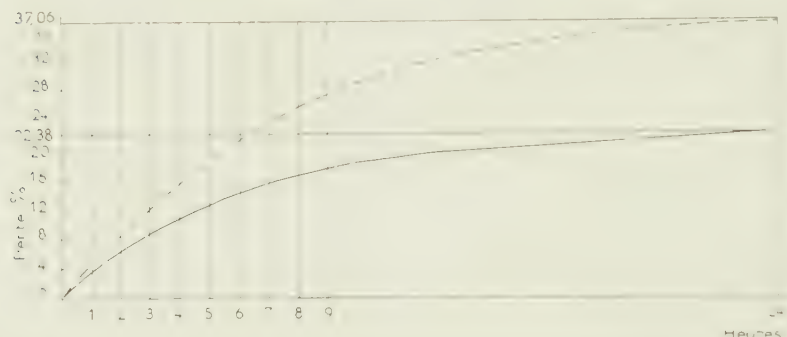


FIGURE 18. — Courbes comparatives d'évaporation de l'humidité rémanente du rhytidome du Pin sylvestre (trait plein) et du Chêne (trait discontinu). D'après Des ABBAYES, 1932.

Les écorces jouent aussi un rôle protecteur non négligeable vis-à-vis de la microfaune. Nous verrons qu'il existe des biocénoses hivernales sous les écorces de Platanes (p. 80). Les insectes qui se réfugient sous ces écorces bénéficient à la fois d'une humidité permanente due à la transpiration de l'arbre, d'une température minimale moins basse qu'à la surface de l'arbre, et d'une température maximale bien plus élevée, si l'exposition est favorable.

Sur les arbres lisses les animaux utilisent la moindre fissure pour se mettre à l'abri des vicissitudes climatiques et en particulier à l'abri du vent. Les écorces épaisses et crevassées comme celles du Chêne-liège sont un excellent isolant thermique.

b) La température sur les écorces

La température sur les écorces ou sous les écorces est fonction, comme pour les rochers, de l'insolation. L'insolation sur les troncs d'arbres est moins fréquente et moins longue que sur les rochers découverts. Un arbre isolé est protégé par son feuillage, du moins en partie. Les zones ensoleillées sont le siège d'une température élevée.

Nous avons relevé par exemple, le 29-1-1957, au Col de la Place d'Armes, à la forêt de la Massane, sur un Érable en lisière, à 11 h 30, alors que l'air était à la température de 8°3, 32° à 34° sur l'écorce exposée au soleil, et 34° à 35° sous l'écorce. Sur la face non ensoleillée, la température était de 10°1 sur l'écorce et 9°5 sous l'écorce. La température sur l'écorce nue et ensoleillée est proche de celle relevée sur les rochers nus. Elle atteint seulement des limites moins élevées lorsque la transpiration de l'arbre est sensible à la surface, ou lorsque l'humidité rémanente de l'écorce joue le même rôle.

HAARLØV et PETERSEN (1952) ont étudié en détail les températures sur les écorces d'Épicéa, et leurs résultats, portant sur plus de 9 000 mesures, peuvent être généralisés.

Au soleil et en juillet, la température à la surface des troncs d'arbre atteint son maximum vers 11 h 30 pour la face S-E, vers 14 h pour

la face Sud et vers 17 h 30 pour la face S-O. Les plus hautes températures sont enregistrées sur cette dernière. La face Nord est, bien entendu, la plus froide.

Les températures maximales sur les troncs verticaux de *P. sitchensis* sont : 32° pour la face S-E; 33° pour la face S; 38° pour la face S-O; 19°5 pour la face N, pour une température de l'air de 17°-18°.

Sur *Pinus mugo*, ces températures sont plus faibles pour une même température de l'air, sauf pour la face Nord; ce phénomène s'explique par la taille plus faible des troncs de *P. mugo* (15 cm de diamètre contre 23 cm) : 29° pour la face S-E; 32°5 pour la face S; 33° pour la face S-O; 22° pour la face N.

Pour des températures de l'air plus élevées, GERLACH (1929) donne les chiffres suivants sur *Picea abies* : 42° sur la face S-E; 43° sur la face S; 47° sur la face S-O; 30° sur la face N, pour une température de l'air de 30°.

Pendant la nuit les différences observées disparaissent; il en est de même lorsque le temps est nuageux.

HAARLØV et PETERSEN signalent une différence de température sous l'écorce suivant que celle-ci est lisse ou écailleuse. Pour *Picea sitchensis* et sous 4 mm d'écorce, la température maximale est de 36°5 pour l'écorce lisse, 32°5 pour l'écorce écailleuse. La température minimale est de 15°5 pour l'écorce lisse et de 16° pour l'écorce écailleuse.

Ces auteurs démontrent enfin que l'angle d'incidence des rayons solaires joue un rôle important. C'est ainsi que la base de l'arbre avec ses grosses racines obliques est plus chaude que le tronc vertical.

Tout cela est donc comparable à ce qui se passe sur les rochers, avec seulement des différences d'intensité.

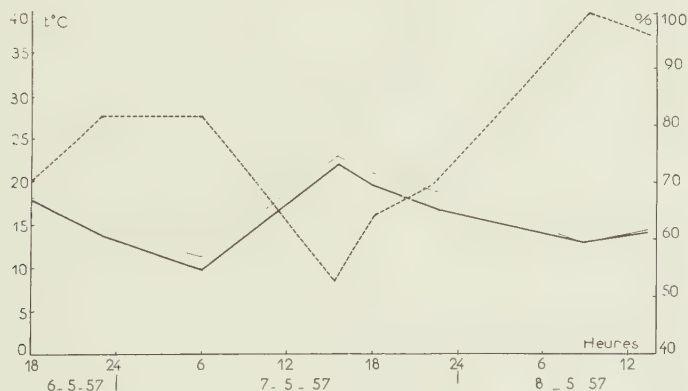


FIGURE 19. — Température sur écorce lisse de Hêtre en sous-bois (trait épais). En trait fin, la température de l'air et en pointillé, l'humidité relative (voir note infrapaginale p. 45).

En sous-bois, il en est de même, et les surfaces des arbres sont à une température voisine de celle de l'air ambiant. La figure 19 donne les températures sur écorce de Hêtre lisse à la Massane. L'orientation du tronc ne joue pratiquement aucun rôle si elle n'est pas soumise à l'insolation.

c) Caractéristiques hygrométriques des écorces

Le degré hygrométrique est élevé autour de la plupart des troncs d'arbre (LABLOKOFF, 1947). Nous avons vu quel était le rôle de l'écorce à ce sujet. Sur les écorces épaisses le degré hygrométrique est bas. C'est ainsi que les écorces de Chêne-liège ne sont couvertes que de maigres lichens à forte énantioxiérie. Les animaux vivant dans ces écorces ont un mode de vie adapté à ces conditions, comme nous le verrons par ailleurs.

L'action directe des précipitations n'est pas tout à fait la même sur les arbres que sur les rochers. Le feuillage recouvre pendant la belle saison le tronc et les branches qui ne se mouilleront que localement ou à partir d'une forte intensité, même chez un arbre isolé. Lorsque la pluie traverse le feuillage, le tronc vertical sera moins mouillé qu'un rocher oblique par exemple. Tous ces facteurs inter-fèrent et sont indissociables les uns des autres.

d) La nourriture sur les écorces

La nourriture est abondante sur les troncs d'arbre. Le pollen et les poussières apportés par le vent s'insinuent dans les crevasses, les inégalités de l'écorce bien mieux que sur les rochers, sauf sur des troncs parfaitement lisses qui sont rares. L'arbre apporte par lui-même une nourriture supplémentaire, la sève par exemple, ou les jeunes pousses.

2) LES ÉPIPHYTES

Les épiphytes sont tout à fait semblables aux épilithes, et nous ne répèterons pas tout ce que nous avons dit pour ceux-ci. Les facteurs particuliers de l'habitat sont les mêmes. Nous devons quand

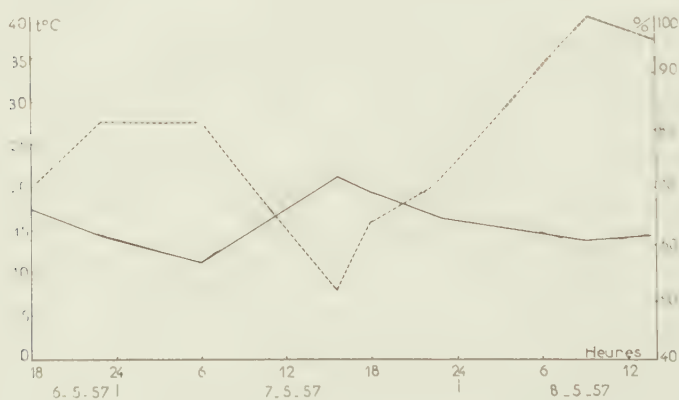


FIGURE 20. — Température dans des Mousses sur Hêtre en sous-bois (trait épais). En trait fin, la température de l'air et en pointillé, l'humidité relative (voir note infrapaginale p. 45).

même signaler l'absence, du moins en Europe, d'épiphytes de la troisième catégorie. Nous ne rencontrons que des habitats de la première catégorie (Lichens crustacés, Lichens foliacés petits et peu développés ou muscinées étalées), ou de la deuxième catégorie (Lichens foliacés épars, Lichens fruticuleux, Mousses ou Hépatiques épaisses). En forêt tropicale existent des habitats plus complexes pouvant aller jusqu'à des sols suspendus (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1951). Nous rejoignons alors des milieux intermédiaires qui peuvent être mis en parallèle avec les lithosols sur les rochers.

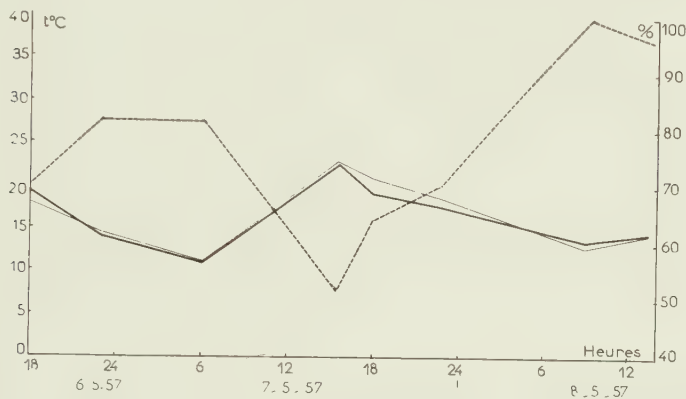


FIGURE 21. — Température dans des Lichens crustacés (*Pertusaria pertusa*) sur Aulne en sous-bois (trait épais). En trait fin, la température de l'air et en pointillé, l'humidité relative (voir note infrapaginale, p. 45).

L'absence, sur les arbres, d'habitats accompagnés d'une quantité importante de terre ⁽¹⁾ entraîne l'absence des associations les plus complexes qui caractérisent les milieux saxicoles.

Les figures 20 et 21 nous montrent que les conditions thermiques des épiphytes sont bien voisines de celles des épilithes.

L'influence de l'exposition est mise en évidence par la figure 22 tirée d'un travail de LANGE (1953, p. 75).

Le degré hygrométrique, compte tenu de ce que nous avons signalé concernant les écorces, ne sera guère différent. Certaines associations de Lichens ou de muscinées qui seront liées à des conditions climatiques ou microclimatiques et substratiques bien définies se trouveront ici sur les rochers, et là sur des troncs d'arbres. C'est ainsi que DOIGNON (1955) signale que *Xanthoria lychnea* et *Cladonia flabelliformis* qui sont, en Bretagne, un élément fondamental des faîtes rocheux éventés, sont uniquement corticicoles à Fontainebleau.

A la Massane même, des ABBAYES (1932, p. 22) explique la pauvreté sur les arbres des grands Lichens hydrophiles par le fait

(1) Il peut en exister éventuellement à la saignée des grosses branches, mais nous n'avons pas eu l'occasion d'étudier de tels habitats, rares dans les régions prospectées.

que cette forêt n'est qu'un îlot humide, et seulement par temps calme, au milieu d'un pays sec. Les jours de tramontane, l'atmosphère s'y dessèche considérablement, surtout l'hiver lorsque l'action protectrice du feuillage ne se fait plus sentir.

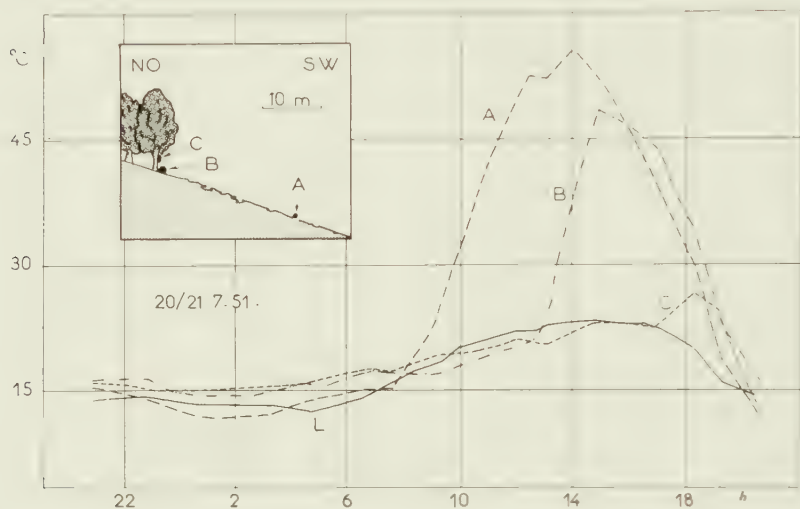


FIGURE 22. — Température et emplacement schématique de quelques Lichens : *Cladonia furcata* var. *racemosa* (A), *Cladonia chlorophaea* (B) et *Parmelia furfuracea* (C). L = température de l'air d'après O. LANGE, 1953).

D. COMPARAISONS AVEC LES MILIEUX ÉDAPHIQUES

Nous n'avons pas l'intention, dans ce chapitre, de comparer point par point les caractéristiques microclimatiques des milieux saxico-arboreaux et des milieux édaphiques, mais nous voulons seulement montrer, après avoir défini les conditions de vie dans les milieux qui nous occupent, combien elles diffèrent de celles que trouvent les animaux vivant dans le sol.

A la surface du sol, la température peut être élevée s'il s'agit d'un sol nu, c'est-à-dire non recouvert de végétation et à faible conductibilité thermique, comme le sable par exemple. Dès que le sol est protégé par une couverture végétale, l'augmentation de la température est très atténuée. De toutes façons, même si la température est très élevée en surface, elle diminue rapidement au fur et à mesure que l'on s'enfonce dans le sol. Dans un sol recouvert de tapis végétal, l'uniformité thermique existe déjà à 10 cm. Il en est de même pour l'hygrométrie. A partir de quelques centimètres, les animaux bénéficient d'un degré hygrométrique supérieur à 90%. Dans les forêts, les températures ne sont jamais très élevées même en surface et la température du sol est relativement uniforme. Le graphique de la figure 23 donne la température du sol à un cm

de profondeur seulement. On voit combien il diffère des graphiques précédents effectués dans les mêmes conditions.

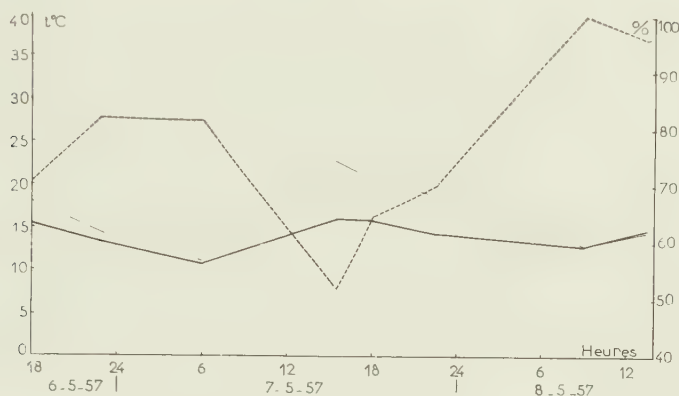


FIGURE 23. — Température du sol à un cm de profondeur en sous-bois (trait épais). En trait fin, la température de l'air et en pointillé, l'humidité relative (voir note infrapaginale p. 45).

L'humidité est généralement plus importante que dans les lieux découverts. Du point de vue biologique, le sol est d'abord caractérisé par sa grande continuité. Les animaux ont la possibilité d'effectuer des migrations verticales ou horizontales leur permettant d'échapper aux conditions défavorables : sécheresse de surface, gel, inondations, etc...

Le sol est aussi, pour la microfaune, un réservoir inépuisable de nourriture; les bactéries, les champignons inférieurs et les mycorhizes y abondent.

Nous voyons donc que les sols les plus déshérités sont des paradis à côté des milieux saxicoles et arboricoles, qui subissent des variations thermiques et hygrométriques très grandes. Les animaux qui doivent supporter pendant l'été des températures voisines de 60° et des hygrométries très basses, seront soumis l'hiver à des températures rigoureuses, à la pluie, au gel, etc... Ils n'auront, dans un cas comme dans l'autre, aucune possibilité d'échapper à la rigueur du climat. Tout au contraire, les animaux qui vivront à quelques mètres de là, dans le sol, bénéficieront de variations de températures très faibles, progressives, et ils auront encore la possibilité de se déplacer au gré de leur besoin.

Il ne faudra donc pas s'étonner de trouver dans les milieux saxicoles et arboricoles, une faune très différente de la faune édaphique. La faune que nous étudions aujourd'hui est le résultat d'une longue évolution qui a intéressé la morphologie et la physiologie des animaux, qui a modifié leurs mœurs et souvent même leurs fonctions primordiales. Cette adaptation, comme nous le verrons par ailleurs, est réalisée avec plus ou moins de bonheur par les organismes qui habitent ces milieux.

E. CONCLUSIONS

Le microclimat des milieux saxicoles et arboricoles est sous l'influence de nombreux facteurs qui interfèrent et rendent difficile son analyse.

Le facteur le plus important est l'absence ou la présence possible d'insolation. Les milieux saxicoles et arboricoles, toujours de faible épaisseur, sont particulièrement sensibles aux effets de l'insolation. Celle-ci, et quels que soient les milieux considérés, augmente la température de façon très sensible. Elle provoque aussi un abaissement du degré hygrométrique, beaucoup moins spectaculaire que l'action thermique, parce que contrebalancé par les facteurs substratiques, mais biologiquement plus important. L'effet lui-même de l'insolation est plus ou moins grand suivant la saison, l'altitude, la topographie, l'environnement, la nébulosité, le vent, et surtout l'orientation. Les milieux soumis à l'insolation sont donc le siège de fortes variations que devront subir les animaux qui les peuplent. Les milieux non soumis à l'insolation ont un microclimat voisin du climat local. Les variations de température et d'hygrométrie y sont toutefois considérablement plus grandes que dans les milieux édaphiques. Les possibilités de migrations pour la faune y sont moins grandes et l'isolement y est la règle.

Les facteurs substratiques jouent également un rôle important. La porosité, la capacité calorifique, la conductibilité thermique des roches, les propriétés physiques des écorces interviennent particulièrement dans l'établissement du microclimat.

Enfin il ne faut pas négliger les caractéristiques de l'habitat lui-même : propriétés physico-chimiques, abri et réserve de nourriture.

Nous voyons donc que les milieux saxicoles et arboricoles offrent aux faunes qu'ils abritent des conditions de vie très diverses, mais toujours très rudes surtout si on les compare à celles qui règnent dans les milieux édaphiques.

V. LES DIFFÉRENTES BIOCÉNOSES SAXICOLES ET ARBORICOLES

Les Oribates saxicoles et arboricoles ne sont pas les seuls habitants des milieux que nous venons de définir. Nous allons passer très rapidement en revue les différents groupes et les principales formes récoltés dans nos pays.

Avec les Oribates, sont également importants les animaux qui font partie de la même biocénose, c'est-à-dire d'autres Acariens, les Collemboles, les Psoques et quelques autres groupes d'insectes. Ces animaux sont loin de former la totalité de la faune.

A. *LES PHYTOPHAGES, LES XYLOPHAGES, LES FLORICOLES ET LEURS PRÉDATEURS*

Sur les arbres en particulier, une biocénose importante est formée par les nombreux insectes parasites phytophages, xylophages ou floricoles et leurs prédateurs. L'arbre proprement dit est une entité écologique complexe qui comprend plusieurs biocénoses totalement indépendantes les unes des autres ou n'ayant entre elles que des rapports fugaces.

Les insectes phytophages peuvent, par exemple, s'abriter dans la végétation épiphyte des arbres ou venir y pondre, ainsi que leurs prédateurs. Les deux biocénoses pourront ainsi être quelquefois mélangées. Un exemple est donné par les résultats obtenus par LEPOINTE (1956, p. 233 et 1957, p. 163). Dans son premier travail, l'auteur utilise un « sélecteur », enveloppe de toile qu'il noue autour de la branche dont il veut étudier la faune. La branche est coupée et le triage des arthropodes effectué au laboratoire. La récolte porte sur un grand nombre d'insectes : Hémérobiides, Psoques, Diptères (Stratiomyides, Empidides, Chloropides, Tachinides, Psychodides, Chironomides), Coléoptères, Hémiptères (Capsides, Anthorcorides, Pentatomides, Jassoïdes, Aphides), Thysanoptères, Hyménoptères Chalcidoïdes). Tous ces insectes, sauf une partie des Psoques sont des phytophages, leurs prédateurs ou leurs parasites. Dans son deuxième travail, LEPOINTE récolte sur les troncs d'arbre et non plus sur les branches, à peu de choses près, les mêmes insectes, mais il s'y ajoute un élément qui est prédominant, les Collemboles, qui forment en fait la plus grande partie des récoltes. Ces Collemboles sont directement liés aux épiphytes qui couvrent les

trones d'arbre. Ils occupent aussi les replis, les crevasses des écorces et ce sont souvent les mêmes espèces que l'on retrouvera sur les rochers recouverts également d'épiphytes, alors que les autres insectes auront complètement disparu. *Pour les Collemboles l'arbre n'est important qu'en tant que substrat.*

Nous n'insisterons pas davantage sur cette biocénose directement inféodée à l'arbre, très importante, et étudiée surtout par les Entomologistes agronomes.

B. LA MICROFAUNE AQUATIQUE DES ÉPIPHYTES ET DES ÉPILITHES

Dans les Mousses et les Lichens vivent non seulement des arthropodes, mais aussi des Protozoaires, des Rotifères, des Tardigrades et des Nématodes dont l'étude demande un important travail de systématique. De plus, bien que vivant dans le même milieu que ceux qui nous intéressent, ces animaux n'en constituent pas moins une biocénose indépendante qui n'a que très peu de rapports avec les arthropodes. Cette biocénose mérite qu'on s'y attarde plus longuement. Elle est constituée d'animaux aquatiques qui se sont adaptés au dessèchement de leur milieu. Ils ont résolu en grande partie les problèmes écologiques, soit par l'enkystement, soit par la vie ralentie pendant la sécheresse. D'ailleurs, les procédés pour obtenir les deux faunules sont diamétralement opposés : pour les uns, comme nous l'avons vu, on dessèche le milieu, alors que pour les autres, au contraire, on l'humidifie.

Protozoaires, Rotifères, Tardigrades et Nématodes forment l'essentiel de cette biocénose qui a fait l'objet de nombreuses études. Nous ne citerons que quelques travaux parmi les plus importants. Pour l'ensemble de cette faunule, ce sont surtout ceux de HEINIS (1910) et RAHM (1923). Pour les Protozoaires et surtout les Thécamébiens qui sont les mieux étudiés, nous relevons DEFLANDRE (1928, 1953), BARTOS (1940), THOMAS (1959). Ce dernier auteur et L. BONNET (1961) étudient les nombreux Thécamébiens récemment découverts dans le sol. Les Rotifères muscicoles ont fait aussi l'objet de recherches variées, DOBERS (1915), PAWLOWSKI (1938), BARTOS (1937 et 1944), OVERGAARD (1948) et DONNER (1951), dont le travail concerne surtout les Rotifères du sol. Les Tardigrades sont aussi étudiés depuis longtemps. En dehors des travaux anciens de CUÉNOT et de MARCUS et de l'excellent ouvrage de R. M. MAY, « La vie des Tardigrades », les publications les plus récentes sont l'œuvre de F. MIHELICIC (1951), J. RODRIGUEZ-RODA (1952) et G. RAMAZZOTTI (1958). Les Nématodes sont les animaux les plus abondants dans ce milieu, et les travaux sur ce groupe sont nombreux. Nous ne citerons que pour mémoire BUTSCHLI (1873), MENZEL (1914), MICOLETZKI (1922) et plus récemment OVERGAARD (1948) et GADEA (1952, 1956).

Cette faunule aquatique vivant dans un milieu terrestre pré-

sente un certain nombre de caractéristiques qu'il est bon de résumer.

1. LES PROTOZOAIRES

Les Ciliés sont représentés par de nombreuses espèces appartenant principalement aux genres *Nassula*, *Chilodon*, *Dileptus*, *Lionotus*, *Urocentrum*, *Colpoda*, *Paramecium*, *Spirostomum*, *Strombidium*, *Oxytricha*, *Stylonychia*, *Euplotes*.

Pour les *Rhizopodes*, BARTOS (1940) étudie les Mousses qu'il sépare en cinq catégories : 1° Mousses aquatiques, 2° Mousses souvent immergées, 3° Mousses aériennes ombragées, 4° Mousses exposées au soleil seulement une partie de la journée, 5° Mousses très sèches des rochers, des murs et des toits. Il a récolté 93 *Rhizopodes* qu'il sépare en quatre classes : 1° Les espèces hydrophiles, 2° les espèces hygrophiles, 3° les espèces eurytopes, 4° les espèces xérophiles.

Les amibes nues sont peu nombreuses (sept espèces et deux genres), contre 86 Thécambiens répartis en 24 genres. Parmi les éléments les plus caractéristiques, il convient de citer parmi les Amibes nues *Amoeba terricola* Ehrbg. qui vit aussi bien dans les Mousses humides que dans les Mousses sèches, *A. muralis* Pénard inféodée ainsi que *Amphizonella violacea* Greeff. aux Mousses très sèches des rochers exposés au soleil, des murs ou des toits. Parmi les Thécambiens, les espèces xérophiles *Arcella arenaria* Greeff., *Centropyxis aerophila* Defl., et *Phryganella hemispherica* Pen. sont les plus abondantes des vingt espèces citées par l'auteur. Les espèces hydrophiles sont en nombre à peu près égal (19). Les espèces hygrophiles (46) sont les plus nombreuses et les espèces eurytopes les moins nombreuses (8), parmi lesquelles *Centropyxis ecornis* Leidy et *Euglypha laevis* Perty.

2. LES ROTIFÈRES

Les Rotifères nous montrent aussi les groupements en rapport avec les différents biotopes offerts par les Mousses.

DOBERS (1915) signale dans les Mousses des lieux humides les espèces suivantes :

Habrotrocha angusticollis (Murray); *Habrotrocha aspera* (Bryce); *Habrotrocha perforata* (Murray); *Macrotrachela multispinosa* (Thomson) et *Pleuretra brycei* (Weber).

Dans les Mousses des lieux secs (sur rochers ou épiphytes) :

Mniobia russeola (Zelinka); *Mniobia symbiotica* (Zelinka); *Mniobia scarlatina* (Ehrenberg); *Macrotrachela ehrenbergi* (Janson); *Pleuretra alpinum* (Ehrenberg); *Adineta vaga* (Davis) et *Philodina vorax* (Janson).

Dans les Hépatiques des lieux humides (Marchantiales), on retrouve la même faunule que dans les Mousses des lieux humides. Par contre, dans les Hépatiques qui vivent dans des lieux secs, comme la plupart des *Frullania* par exemple, se rencontrent sur-

tout : *Habrotrocha leitgebi* (Zelinka) et *Adineta tuberculosa* (Janson).

Presque tous les Rotifères que l'on trouve dans les milieux terrestres appartiennent à l'ordre des Bdelloïdes. L'ordre des *Monogononta* n'est représenté que par un petit nombre d'espèces alors qu'il est très important dans les milieux aquatiques. Dans les Mousses d'arbre, PAWLOWSKI (1938) trouve 33 formes dont 25 sont des Bdelloïdes (75,7 %). Dans *Polytrichum commune*, sur 21 formes, 15 sont des Bdelloïdes (71,3 %). Dans les Hépatiques, 21 Bdelloïdes sur 30 espèces, soit 63,3 %. Par contre, dans les Sphaignes gorgées d'eau, on ne trouve que 21 formes sur 49 appartenant aux Bdelloïdes, c'est-à-dire 46,99 %. Les quelques Rotifères *Monogononta* que l'on trouve dans les milieux terrestres appartiennent aux genres *Cephalodella*, *Lecane*, *Monostyla* et *Lepadella*.

Il est également intéressant de signaler que les Rotifères se trouvent dans le sol. On y retrouve un nombre important d'espèces muscicoles, mais aussi des espèces particulières au sol. DONNER (1951) a trouvé 150 espèces, dont 87, c'est-à-dire 57,3 %, sont communes au sol et aux mousses et 48 (32,8 %) sont des formes nouvelles que l'on peut considérer comme caractéristiques du sol.

3. LES TARDIGRADES

Les Tardigrades sont principalement des animaux muscicoles. Sur les 44 espèces connues en France par CUÉNOT en 1927, deux ou trois sont marines, six se rencontrent dans les eaux douces alors que 36 espèces vivent dans les milieux terrestres. Elles se répartissent dans les genres *Echiniscus*, *Macrobiotus*, *Hypsibius* et *Diphascon*. Comme pour les Rhizopodes et les Rotifères, les auteurs classent les Tardigrades en espèces xérophiles, eurytopes, hygrophiles et hydrophiles.

RAMAZOTTI (1958) cite parmi 54 espèces, 22 xérophiles, 14 eurytopes, 9 hygrophiles et 9 hydrophiles. Citons parmi les xérophiles : *Macrobiotus coronifer* Richters, *Macrobiotus occidentalis* Murray, *Hypsibius oberhauseri* Doyère, *Hypsibius ornatus* Richters, *Echiniscus granulatus* Doyère, *Echiniscus blumi* Richters, *Echiniscus testudo* Doyère, *Echiniscus quadrispinosus* Richters et *Parechiniscus chitonides* Cuénot.

Parmi les eurytopes : *Macrobiotus areolatus* Murray, *Macrobiotus echinogenitus* Richters, *Macrobiotus furcatus* Ehremberg, *Macrobiotus hufelandi* Schultze (le Tardigrade de beaucoup le plus commun), *Macrobiotus intermedius* Plate, *Hypsibius pallidus* Thulin, *Diphascon scoticum* Murray, *Pseudechiniscus suillus* Ehremberg et *Milnesium tardigradum* Doyère.

Dans les hygrophiles nous relevons : *Hypsibius sattleri* Richters et *Diphascon oculatum* Murray.

Les hydrophiles les plus communs sont : *Macrobiotus hastatus* Murray, *Macrobiotus macronyx* Dujardin, *Macrobiotus pullari* Murray, *Hypsibius dujardini* Doyère et *Hypsibius granulipes* Thulin.

Bien que les Tardigrades ne mènent une vie active que dans l'eau, ils affectionnent particulièrement les milieux les plus secs.

C'est ainsi que des Lichens comme *Xanthoria parietina* sont presque toujours plus riches que d'autres Lichens ou Mousses exposés moins fortement à la dessiccation. Certaines espèces, rares ailleurs, ou peu communes, se rencontrent presque toujours dans les *Xanthoria* comme *Hypsibius oberhauseri* et *Milnesium tardigradum* (Cuénot, 1949, p. 52).

4. LES NÉMATODES

Les Nématodes ont un nombre important d'espèces muscicoles qui se nourrissent soit des Mousses elles-mêmes, comme les espèces des genres *Plectus*, *Cephalobus*, ainsi que certains *Tylenchinae*, soit de Bactéries ou d'autres organismes faisant partie de la biocénose. Les espèces les plus souvent citées sont : *Dorylaimus carteri* Bastian, *Dorylaimus obtusicaudatus* Bastian, *Plectus cirratus* Bastian, *Tylenchus davainei* Bastian, *Ditylenchus intermedius* De Man, *Dorylaimus intermedius* De Man, *Tylenchus filiformis* Bütschli, *Plectus parietinus* Bastian, *Wilsonema auriculatum* Bütschli, *Dorylaimus gracilis* De Man, *Dorylaimus bastiani* Bütschli, *Teratocephalus terrestris* Bütschli et *Aphelenchoides parietinus* Bastian.

Presque toutes ces espèces se rencontrent aussi bien dans les Mousses que dans les eaux douces.

5. OLIGOCHÈTES ET TURBELLARIÉS

Les Oligochètes enchytréides nombreux et variés dans les sols et les milieux aquatiques ne jouent qu'un petit rôle dans les Mousses et les Lichens où ils sont peu nombreux. MOSZYŃSKI (1930, p. 84), ne cite que *Fridericia bisetosa* (Levinson). Une autre espèce caractéristique est *Bryodrilus ehlersi* Ude.

Pour terminer avec cette énumération de la faune aquatique des Mousses et des Lichens, nous citerons les Turbellariés *Acrochordopostia conica* Reisinger et *A. ophiocephala* Reisinger qui se récoltent dans des coussinets de Mousses sur rochers fortement exposés à la dessiccation.

6. CARACTÈRES GÉNÉRAUX

Cette faune aquatique des Mousses et des Lichens présente un certain nombre de caractères généraux que nous allons résumer.

1° Tous les animaux qui la composent ont la possibilité d'exister à l'état d'anhydrobiose ou de vie latente par dessèchement. Ce caractère est forcément d'une grande importance car il permet à la microfaune de résoudre en partie des problèmes d'ordre écologique.

2° De ce caractère, il résulte que le plus grand nombre des espèces qui composent cette biocénose sont cosmopolites. Ce cos-

mopolitisme a été mis en évidence par les systématiciens depuis longtemps (PÉNARD, 1902, p. 662, DEFlandre, 1928, p. 283). BARTOS (1940, p. 158) affirme que l'altitude et la biogéographie ne jouent aucun rôle dans les associations de Rhizopodes. On pourrait arriver aux mêmes conclusions pour les autres groupes, Tardigrades ou Nématodes.

3° Par contre, bien que ces animaux aient une très vaste répartition géographique, ils sont liés à des habitats particuliers. On retrouvera, à des milliers de kilomètres de distance, les mêmes associations dans des habitats identiques, alors que dans un même lieu, à quelques mètres de distance, les associations seront tout à fait différentes. Les conditions du microclimat jouent un rôle important. BARTOS pense (1946, p. 79) que la présence d'une espèce ne dépend pas de l'espèce de Mousse, mais avant tout de la valeur de l'humidité et de la constance de l'humidité dans l'année. Elle dépend aussi de la durée du temps pendant lequel les Mousses sont exposées au soleil dans la journée. Pour aussi paradoxal que cela puisse paraître, ce ne sont pas toujours les milieux les plus favorisés au point de vue de l'humidité qui contiennent les faunules les plus nombreuses. CUÉNOT signale que les Tardigrades sont plus riches dans les Mousses ou les Lichens en lames minces qui poussent sur les arbres ou les rochers secs exposés au soleil comme par exemple les Lichens du type *Xanthoria*.

4° Dans cette faunule aquatique on trouve souvent ensemble des espèces voisines. PÉNARD (1902, p. 665) le signale pour les Rhizopodes : « certaines espèces, de même type et dérivées indubitablement d'un ancêtre commun, se rencontrent presque toujours ensemble dans une même localité, et peut-être faudrait-il rattacher le fait à ce principe que pour des espèces très voisines les unes des autres, les besoins sont les mêmes ».

5° Les relations biocénétiques sont limitées à la faunule aquatique elle-même.

Une partie de la faune se nourrit des petites feuilles des Mousses ou des Hépatiques. De nombreux Nématodes piquent les feuilles de leurs stylets et sucent le contenu des cellules; de même les Tardigrades dont on voit souvent l'intestin moyen rempli d'une purée verte qui, après l'action des sucs digestifs, tourne au jaune ou au brun.

Les Protozoaires et les Rotifères sont des bactériophages le plus souvent, mais un certain nombre sont des prédateurs. *Amoeba terricola* se nourrit de petits Rhizopodes, mais aussi de Rotifères, principalement du genre *Mniobia*.

De gros Infusoires font des ravages parmi les Rhizopodes, par exemple les espèces du genre *Lacrymaria* et *Spathidium spatula* (BARTOS, 1940, p. 156). Certains Tardigrades se nourrissent aussi de Rhizopodes, comme *Macrobiotus harmsworthi* Mur. *Milnesium tardigradum* est une espèce normalement carnivore qui attaque des Rotifères, des Nématodes et d'autres Tardigrades. Il a une organi-

sation buccale différente de celle des Tardigrades végétariens. De même, à côté des Nématodes végétariens se trouvent des espèces prédatrices qui dévorent d'autres Nématodes, des Rotifères, des Tardigrades ou des Rhizopodes.

Comme on peut le voir, les échanges sont étroitement limités aux mêmes groupes d'animaux. La faune aquatique qui vit dans les milieux terrestres est une biocénose close dont l'activité est limitée aux périodes d'humidité maximale.

C. LA MICROFAUNE TERRESTRE DES ÉPIPHYTES ET DES ÉPILITHES

1. LES MOLLUSQUES

Les Mollusques gastéropodes rupestres sont également dignes d'intérêt. On a pu mettre en évidence des associations caractéristiques « des rochers exposés au soleil où vivent, souvent en colonies peuplées des espèces très xérophiles, à coquille solide, crétacée et de coloration généralement claire » (GERMAIN, 1930).

Les principales formes sont : *Leucochroa candissima* Drap., *Chondrina farinesi* Des Moul., *Chondrina similis* Brug. et *Clausilia solida* Drap.

C. SACCHI fait d'intéressantes remarques sur l'importance, en matière d'évolution, des milieux rupestres (1958, p. 36). Le sol est un milieu conservateur peu favorable aux phénomènes de spéciation géographique, alors que le milieu rupestre est très favorable en général aux microévolutions rapides. Les rochers calcaires sont les seuls intéressants pour les gastéropodes. Les *Murella* (Provence), les *Iberus* (Sud espagnol), les *Tingitana* (Maroc) sont très variables. Chaque montagne, presque chaque rocher a sa race. Cela nous permet de conclure que ces groupes sont en plein épanouissement.

Certaines espèces se nourrissent de Lichens à thalle endolithique du type *Verrucaria*, *Chondrina arenacea* et *Pyramidula rupestris* par exemple. Les *Verrucaria* ont la plus grande partie de leur thalle sous le rocher. Les escargots grattent le calcaire pour aller manger la couche gonidiale du Lichen qui se trouve dessous. Ils ne sont actifs que par temps humide; le reste du temps, ils restent cachés dans les fentes des rochers où se retrouvent leurs déchets (SCHMID, 1929). Ils créent ainsi des conditions favorables à l'établissement de Mousses ou de plantes saxicoles sur les rochers nus.

Parmi les espèces que l'on rencontre sur les rochers ou sur les arbres, nous pouvons citer : *Truncatellina cylindrica* de Fer., *Vertigo pusilla* Müller, qui habite sous les Mousses garnissant les troncs d'arbre, *Pupilla sterri* Von Voith, nettement xérophile, *Pupilla triplicata* Studer, espèce également xérophile qui se rencontre sur les rochers calcaires bien exposés, sous les Mousses, *Abida secale* Drap., xérophile et saxicole, et *Vitraea contracta*.

Certains escargots jouent donc un rôle important dans les milieux qui nous intéressent.

2. LES INSECTES

Au début de ce chapitre nous avons signalé la biocénose constituée par les insectes phytophages et leurs prédateurs. Nous ne nous y attarderons pas davantage et ne parlerons ici que des groupes qui, faisant partie de la biocénose des microarthropodes, nous intéressent directement.

a. Les Psoques

Les Psoques se rencontrent aussi bien sur les rochers que sur les troncs d'arbres, et leur étude est intéressante. Ils se nourrissent principalement de champignons inférieurs, de Protococcales (Algues) et de Lichens.

QUÉZEL, RIOUX et VERDIER (1949, p. 87) signalent leur importance dans la biocénose des écorces de platane. On y rencontre schématiquement deux faciès suivant la taille et l'adhérence des écorces. Les espèces aplaties dorso-ventralement se rencontrent sous les écorces adhérentes, laissant un faible espace.

Liposcelis divinatorius Müller est l'espèce la plus commune dans ce milieu, mais elle est accompagnée d'autres espèces souvent plus rares ou localisées comme *Liposcelis meridionalis* Von Rosen ou *Embidopsocus enderleini* Ribaga.

Sous les écorces plus épaisses, moins adhérentes, se rencontrent des espèces plus grosses, dont la plus fréquente est *Peripsocus parvulus* Kolbe.

Les Psoques corticeoles ont fait l'objet de travaux écologiques précis (BROADHEAD E. et THORNTON L., 1955; BROADHEAD E., 1958). Il apparaît que les Psoques ont des exigences écologiques très diverses. Les espèces choisissent le plus souvent leur nourriture, la plupart préférant les *Pleurococcus* et les spores de champignons. Par contre, d'autres broutent des Lichens (*Lecanora conizacoides*), comme *Reuterella helvimaculata* Enderlein. *Elipsocus mclachlani* Kimmins préfère les Lichens mais ne se nourrit que des apothécies. Elle est donc plus exigeante que la précédente. Les facteurs microclimatiques jouent également un rôle important dans la répartition et la fréquence des espèces.

Dans nos récoltes, les Psoques sont peu communs dans les Mousses ou les Hépatiques. Par contre, ils abondent sur les rameaux morts des Chênes ou des Hêtres, sous les écorces, etc... L'espèce qu'on y rencontre le plus souvent est *Hyperetes guestfalicus* Kolbe ainsi que des *Liposcelidae*, *Liposcelis divinatorius* Müller et *L. silvarum* Kolbe. Ces espèces sont banales. Par contre, nous avons trouvé très souvent des Psoques qui tissent leur toile entre les plaques du Lichen crustacé *Pertusaria rupicola*. Ce sont *Reuterella helvimaculata* End. et *R. neglecta* Roesler. Ces espèces sont intéressantes. Seule la femelle de *R. helvimaculata* était connue en France

jusqu'à présent. Nos prélèvements ont fourni des mâles et des femelles ensemble. La deuxième n'était connue en France que de la région montpelliéraine. Il est probable que ces deux formes vivent dans ce milieu particulier et qu'elles doivent avoir une répartition plus vaste et moins discontinue qu'on ne le pense.

Les Psoques, par leur alimentation composée surtout d'Algues unicellulaires, de spores de Champignons et de Lichens, se rencontrent donc souvent sur des substrats où croissent ces différents végétaux : rochers, troncs d'arbre, murs. Leurs représentants se sont adaptés aux diverses conditions de vie susceptibles d'être imposées par le substrat, le microclimat, etc... Des espèces occupent par exemple des lieux où l'humidité est forte, les variations peu importantes, d'autres préfèrent des milieux secs et supportent des variations d'hygrométrie et de température. Il en est des Psoques comme des Collemboles ou des Acariens.

Sous les écorces, Psoques, Acariens et Collemboles qui sont des hôtes permanents, sont accompagnés, l'hiver, de tout un cortège d'animaux qui viennent y chercher refuge. Ce sont des Arachnides (Araignées Clubionides, Pseudoscorpions), des Diplopodes comme *Polyxenus lagurus* très fréquent dans cet habitat, des Isopodes (*Porcellio*, *Metoponorthus*), des Hémiptères nombreux et variés. C. PUISSÉGUR (1951, p. 473) cite 31 espèces de Rhynchotes dans les environs immédiats de Montpellier. Les Coléoptères sont également constants : Coccinellides, Élatérides, Chrysomélides et Curculionides se rencontrent sous les écorces peu adhérentes, de petits microcoléoptères détriticoles (*Lathridius*, *Corticaria*, *Cartodere*, *Laemophloeus*) sous les écorces plus adhérentes (QUÉZEL, RIOUX et VERDIER, 1949, p. 88).

b. *Les Fourmis*

Les Psoques se nourrissent de Lichens et d'Algues et pour cela vivent sur les rochers et les troncs d'arbres où abondent ces végétaux. Toute une faune variée peut chercher refuge sous les écorces, contre les rigueurs de l'hiver comme nous venons de le signaler. Ce sont pour d'autres raisons, si l'on en croit F. BERNARD (1946, p. 31) que les Fourmis viennent nicher dans les fentes de rochers.

Ce peuplement lapidicole est dû principalement en montagne au genre *Leptothorax* et à ses parasites. Les nids se rencontrent dans des rochers calcaires, granitiques ou schisteux. Mais cet habitat n'est pas exclusif et les *Leptothorax* habitent aussi bien sous les écorces qu'en pleine terre. Leur présence sur les rochers serait due au fait que ces Fourmis ne peuvent lutter avec les autres terricoles. Elles cherchent refuge dans les fentes de rochers que ne peuvent abriter les autres espèces en raison de leur taille ou du fait que les conditions de vie y sont trop rudes. Les seules concurrentes dans ce milieu sont *Tetramorium* et *Tapinoma* en altitude. Dans la région méditerranéenne, les Fourmis dominantes sont *Pheidole* et *Creमतogaster* qui ont une proportion de 80 à 90 % de nids dans les fentes de rochers.

Les *Leptothorax* sont caractérisés par une faible fécondité qui détermine des populations faibles dans chaque nid, une centaine d'ouvrières en moyenne, 500 chez *L. acervorum*.

Les genres parasites ou esclavagistes des *Leptothorax* sont nombreux. Pour la France seule, on connaît quatre *Epimirma*, un *Harpagoxenus*, un *Chalepoxenus* et même un *Leptothorax*, *L. ergatogyna* Bernard.

Il y a donc sept parasites pour 15 espèces; cette proportion est très élevée.

Les espèces les plus fréquentes sur les rochers calcaires semblent être *L. nylanderi* Först et sa race *arvula*, *L. tuborum*, *L. muscorum* et *L. acervorum*.

Chaque espèce, chaque forme, semble avoir des exigences ou des préférences propre. Les unes recherchent les lieux exposés au Sud, les autres au contraire les endroits ombragés ou froids.

Certaines de ces espèces sont aussi corticicoles ou se rencontrent dans des brindilles de bois. *Leptothorax nylanderi* affectionne particulièrement ces habitats. C'est la Fourmi corticicole la plus commune en France à basse altitude. Au-dessus de 900 m, elle est remplacée sous les écorces par *L. acervorum*. Mais la faune corticicole est moins variée que celle des rochers.

Les Fourmis saxicoles et corticicoles mériteraient une étude plus détaillée.

3. Animaux divers

Nous rappellerons pour mémoire les autres arthropodes qui peuvent faire, du rocher ou de l'écorce, leur abri ou leur lieu de chasse, Araignées diverses, Thysanoures, Hyménoptères. Parmi ceux-ci, de nombreuses larves de *Psychidae* se trouvent sur les rochers. Ils ne jouent vis-à-vis des microarthropodes qu'un petit rôle, ainsi que les vertébrés. Les Lézards s'attaquent surtout aux Insectes de taille assez grande, mais il est possible que les jeunes se nourrissent de Collembolles ou d'Oribates qui sont alors des proies à leur taille. Bien que le fait n'ait pas été constaté directement sur les rochers, les jeunes Lézards se nourrissent couramment de Collembolles, en captivité, d'après L.-P. KNOEPFFLER, qui l'a souvent constaté dans ses élevages (com. orale). Les Collembolles ainsi attaqués sur les rochers seraient ceux qui ne craignent pas de déambuler sur la paroi et au soleil. De telles espèces se rencontrent parmi les *Entomobrya* (*E. atrocincta* Schött par exemple). Ce qui est vrai pour des Lézards doit l'être aussi pour d'autres reptiles saxicoles comme le Gecko, *Tarentola mauritanica* qui lui, nocturne, doit s'attaquer aux espèces actives la nuit.

D. LES MICROARTHROPODES ESSENTIELS DES MILIEUX SAXICOLES ET ARBORICOLES

Nous avons gardé pour la fin de ce chapitre les Collemboles et les Acariens autres que les Oribates.

1. LES COLLEMBOLS

Les Collemboles sont fréquents dans les Mousses, les Hépatiques et les Lichens épiphytes et épilithes. Ils ont été étudiés depuis quelques années, surtout par GISIN (1943) et CASSAGNAU (1960), mais toujours dans le cadre de monographies régionales portant aussi sur la faune du sol. GISIN classe les Collemboles en cinq catégories qui sont classiques :

- A) Atmobios (espèce des macrophytes)
- B) Héliédaphon
 - a) Hydrophiles (peuplement de la surface de l'eau).
 - b) Mésophiles (peuplement des couches superficielles du sol).
 - c) Xérophiles (écorces, Mousses, milieux secs).
- C) Euédaphon (peuplement des couches profondes du sol).

Les groupements qui nous intéressent sont classés principalement dans l'Héliédaphon xérophile. GISIN, pour les régions prospectées par lui en Suisse, met en évidence plusieurs synusies.

- a) Synusie à *Willowsia nigromaculata* (Lub.).

Celle des écorces d'arbres isolés, dans laquelle se rencontrent neuf espèces.

- b) Un groupe de synusies des bois à *Entomobrya corticalis* (Nic.) avec 43 espèces.

- 1) Synusie à *Willowsia nigromaculata* et *Isotoma arborea*.

- 2) Synusie du haut Jura à *Willowsia platani* (Nic.) et *Uzelia setifera*.

- 3) Une synusie à *Xenylla tullbergi* Börn. avec 11 espèces, caractéristique des basses contrées.

- 4) Une synusie à *Xenylla borneri* Axels, des bois de montagnes avec 14 espèces.

Il serait inutile de citer toutes ces espèces pour lesquelles nous prions le lecteur de se reporter au travail de GISIN.

CASSAGNAU, dans son travail sur les Collemboles des Pyrénées centrales, a défini plusieurs synusies se rattachant aux milieux saxicoles ou arboricoles. Ce sont principalement : la synusie à *Xenylla biroï* Stach. et *Tetracanthella pseudomontana* Cass. et la synusie à *Uzelia setifera* Abs. *Anurophorus clavipilus* Stach.

Nous remarquons, dans ces deux travaux, la dominance de certains genres, alors que de grands genres du sol sont représentés par peu d'espèces ou pas du tout. Les genres dominants sont :

Xenylla, avec *X. maritima* Tull., *X. boernerii* Axels., *X. biroi* Stach., *X. brevicauda* Tullb.; *Anurophorus*, avec *A. laricis* Nic. et *A. clavipilus* Stach.; *Uzelia*, avec *U. setifera* Absol.; *Tetracanthella* avec *T. pseudomontana* Cass., *T. hygropetrica* Cass., *T. perezi* Delamare; *Vertagopus* avec *V. westerlundii* Rent., *V. cinerea* (Nic.), *V. arborea* Lin.; *Willowsia* (Sira) avec *W. buski* (Lub.), *W. nigromaculata* (Lubb.), *W. platani* (Nic.) et *Entomobrya* avec *E. albocincta* (Templ.), *E. atrocincta* Schött, *E. arborea* (Tullb.), *E. corticalis* (Nic.), *E. nivalis* (Linné). La grande majorité des espèces saxicoles et arboricoles des Collemboles appartiennent en fait à 7 genres seulement.

Les Collemboles sont des animaux qui passent généralement pour ne pas accepter de fortes variations de température et d'hygrométrie. Cela est vrai pour la plus grande partie d'entre eux. Un certain nombre d'espèces, appartenant à quelques genres, se sont adaptées, par contre, à vivre dans de tels milieux. Ces espèces sont peu nombreuses. CASSAGNAU les appelle fort justement des espèces résistantes (p. 169). Le terme de xérophile est très mauvais et il doit être abandonné dans la plupart des cas. L'étude des Oribates saxicoles et arboricoles nous a conduit aux mêmes conclusions que CASSAGNAU. On ne peut, en effet, appeler *xérophile* une espèce qui a son maximum d'activité lorsque l'hygrométrie est très forte comme c'est le cas pour de nombreux prétendus xérophiles. Une telle espèce sera seulement résistante à des degrés hygrométriques très bas.

Nous reprendrons, dans un autre chapitre, en détail, cette intéressante question de la résistance et de la xérophilie.

2. LES ACARIENS

Les Acariens parasites d'animaux ou de végétaux ont fait l'objet de nombreux travaux. Les Acariens menant une vie libre ont été beaucoup moins étudiés en dehors des Oribates. Les publications concernant les autres grands groupes d'Acariens sont surtout d'ordre taxonomique ou bien ce sont des monographies régionales. Les recherches éthologiques ou écologiques sont rares, et ne portent que sur la faune du sol. Nos connaissances sont donc extrêmement réduites.

a) *Les Mesostigmata*

Les *Mesostigmata* sont peu signalés dans ces milieux, si on excepte les *Phytoseiidae* qui attaquent principalement d'autres Acariens, phytophages ceux-là, comme les *Tetranychidae* et les *Phytoptipalpidae*. Il est probable qu'ils viennent se nourrir aussi de Collemboles ou d'Oribates et interviennent ainsi comme facteur limitatif des peuplements.

Les *Epicrotiidae*, animaux muscicoles ou terricoles, ont quelquefois des représentants dans des Mousses ou Lichens assez denses. Certains ont été signalés des sols suspendus. Il est vrai que ceux-ci

peuvent être assimilés à des sols (DELAMARE DEBOUTTEVILLE, 1951, p. 199). *Epicerius bulgaricus* Balogh a été récolté dans des Mousses de rochers à 1 400 m d'altitude. De même, les *Zerconidae* qui, comme la famille précédente, ont des espèces muscicoles nombreuses ou des espèces qui se sont adaptées aux milieux extrêmes. *Zercon abaculus* Kœl est signalé de Mousses saxicoles et *Z. inonartus* Willm. de Lichens saxicoles.

Deux espèces pour lesquelles TRÄGÅRDH a créé deux familles distinctes ont été récoltées sous des écorces d'arbre. Ce sont *Microgynium rectangulatum* Träg. et *Microsejus truncicola* Träg.

b) Les Prostigmata

Parmi les Trombidiformes, deux grands groupes ont des relations avec les milieux saxicoles et arboricoles. Ce sont les *Eriophyidae* et les *Prostigmata*. Les premiers sont parasites des arbres et des plantes. Ils provoquent des galles aux feuilles et aux fruits, font avorter les bourgeons. Nous ne nous en occuperons pas davantage.

Les *Prostigmata* sont beaucoup plus nombreux et variés que les *Mesostigmata*. Nous rencontrons des Phytophages comme les *Tetranychidae* et les *Phytoptipalpidae* dont nous avons déjà parlé ainsi que les *Eupodidae*, mais aussi et surtout des représentants de nombreuses familles d'Acariens prédateurs ou prétendus tels : *Penthalodidae*, *Bdellidae*, *Caeculidae*, *Rhagidiidae*, *Cryptognathidae*, *Ereynetidae*, *Tydeidae*, *Cunaxidae*, *Pseudocheyletidae*, *Anystidae*, *Cheyletidae*, *Erythraeidae*, *Balaustiidae*, *Smarisidae*, *Thrombidiidae*. Pour ces trois dernières familles ce sont les adultes et les nymphes qui seuls nous intéressent; les larves sont en effet parasites de divers arthropodes. Ces prédateurs ont un rôle plus ou moins grand et d'une manière générale peu connu. Les plus nombreux semblent être les *Bdellidae*, les plus nombreux et les plus voraces aussi. Rapides, munies de chélicères puissants, les Bdelles font un grand carnage de Collembolés et il n'est pas rare de voir une Bdelle sectionner en deux parties un *Xenylla*, proie facile qui, à cause de sa furca réduite, ne peut pas échapper à un adversaire bien plus prompt que lui. En dehors des Bdelles nous pouvons citer comme fréquents dans les Mousses saxicoles, *Penthalodes ovalis* Duges (*Penthalodidae*), et des représentants des familles suivantes : *Anystidae*, *Erythracaridae*, *Erythroidea* (*Erythraeidae*, *Balaustiidae* et *Smarisidae*) et *Thrombidiidae*. Les *Erythracaridae* comprennent entre autres des espèces très rapides qui courent sur les murs et les rochers, soit dans les endroits ombragés comme *Erythracarus parietinum* (sensu Berlese) (Herm.), soit en plein soleil comme *Tarsotomus hercules* Berl. ou *Erythracarus venustissimus* Berl. Parmi les *Balaustiidae*, nous signalerons *Balaustium florale* Grandj. qui est une des espèces dont nous connaissons le mieux la morphologie et la biologie (GRANDJEAN, 1946, p. 337, 1947, p. 329, 1956, p. 135, et 1959, p. 159). Elle est très abondante dans les environs de Périgueux sur les herbes basses des prairies, mais on la rencontre aussi sur les troncs d'arbre et sous les écorces où les femelles

viennent pondre collectivement avant de mourir. On peut ainsi trouver des milliers d'œufs en plusieurs couches avec une centaine de cadavres de femelles à la surface. Les stases actives, larve, deutonymphe et adulte se nourrissent exclusivement de pollen dont elles sucent les grains. Ce pollen est recherché partout et principalement sur les fleurs des prairies. Les Érythroïdes sont considérés comme étant parasites à l'état larvaire, carnassiers aux autres stases actives. On voit, par cet exemple, qu'il n'en est pas toujours ainsi. Il convient de le signaler ici, parce qu'il nous est bien connu et aussi parce qu'une partie du cycle a lieu sur les troncs d'arbres. D'ailleurs, on trouve aussi des stases actives sur les arbres, car d'avril à mai, époque à laquelle se fait le développement de l'animal, tout est saupoudré de pollen. D'autres Érythroïdes se rencontrent aussi sur les troncs d'arbre, les rochers ou les herbes, comme *Hauptmannia quisquiliarum* (Herm. sensu Berlese) et *Erythraeus regalis* Koch. Dans les Mousses saxicoles ou arboricoles : *Sphaerolophus globiger* Berl., *Leptus trimaculatus* (Herm.). Les *Thrombidiidae* se rencontrent, comme les *Erythroidea*, dans ces divers habitats. C'est ainsi que *Rhinithrombium nemoricola* (Berl.), *Camerothrombidium sanguineum* Koch se rencontrent dans les Mousses. *Microthrombidium pusillum* (Herm.) ou *Allothrombium fuliginosum* (Herm.) courent sous les écorces ou sur les troncs d'arbres. D'une manière générale les *Erythroidea* et les *Trombidoidea* ont beaucoup d'espèces erratiques que l'on peut trouver dans des biotopes divers, à la recherche de proies. Les unes manifestent une préférence pour les lieux humides, mais beaucoup recherchent au contraire les milieux secs et ensoleillés, l'activité étant maximum pendant les heures les plus chaudes de la journée.

Les *Caeculidae* sont aussi très importants dans les milieux saxicoles. *Caeculus echinipes* Duf. est l'espèce la plus connue mais il semble que tous les *Caeculidae* vivent dans des conditions très semblables. Ce sont des espèces résistantes que l'on rencontre dans des habitats pouvant se dessécher fortement et exposés au soleil : éboulis de calcaires en plaquettes qui sont couverts d'une faible épaisseur de plantes en coussinets. *Caeculus echinipes* est si caractéristique, dans les Alpes, de ces milieux, que FRANZ les nomme « association à *C. echinipes* ». En l'occurrence, le substrat a l'air de jouer le rôle le plus important, car la même espèce se trouve à des altitudes très variables; par exemple, à 300 m, près de Vienne et à 2 500 m dans les Hohe Tauern (KÜHNELT, 1957, p. 73). De même, une espèce d'*Allocaeculus* se trouve dans les environs de Banyles dans un milieu très proche de celui-ci.

c) Les *Acaridiidae*

Les *Acaridiidae* sont les moins communs des Acariens dans les milieux qui nous occupent. Toutefois, quelques espèces peuvent s'y rencontrer, mais ce ne sont pas des espèces inféodées à ce milieu. D'après MICHAEL (1901-1903), ils sucent couramment la sève qui s'échappe des blessures occasionnées sur les écorces. MICHAEL a ainsi récolté, entre autres, *Histiostoma pyriforma* Mi-

chael (sur *Fagus sylvatica*), *Sellea pulchrum* (Kramer), *Hericia robini* (Canestrini), etc... GRANDJEAN a observé par ailleurs (1942, p. 267) de petits Tyroglyphes rouges ou roses vivant contre les nervures des feuilles d'érables. Ils hibernent, immobiles, dans les anfractuosités de l'écorce.

D'une manière générale, nous pouvons dire que les Acariens des différents groupes peuvent se rencontrer dans les milieux saxicoles ou arboricoles, mais leur importance est variable suivant les groupes. Les plus importants sont sans conteste les Oribates, comme nous allons le voir maintenant.

d) *Les Oribates*

Les Oribates sont récoltés depuis longtemps dans les milieux saxicoles et arboricoles. La plupart du temps les auteurs qui décrivent des espèces nouvelles citent les lieux de capture sans donner beaucoup de détails. Il semble d'ailleurs que les Oribatologues qui s'intéressaient à la fin du siècle dernier à tous les milieux, ont, petit à petit, délaissé au profit des espèces du sol et de l'humus, les autres stations. MICHAEL a décrit un nombre assez élevé d'espèces saxicoles et arboricoles et il ne manque pas de signaler les espèces qui affectionnent ces milieux (1883, p. 97).

MICHAEL ne distingue pas les espèces vivant dans les Mousses au sol et celles vivant dans les Mousses sur les arbres. Pourtant, comme nous le verrons par la suite, la faune n'y est pas la même. Par contre, il cite des espèces vivant dans les Lichens. *Conoppia palmicinctum* (Mich.), *Ommatocephus ocellatus* (Mich.), *Mycobates parmeliae* (Mich.) et *Ameronothrus maculatus* (Mich.) sont des espèces vivant dans les Lichens et que l'on ne rencontre pas ailleurs. *Phauloppia lucorum* (C.L.K.) et *Carabodes labyrinthicus* (Mich.) sont courants dans les Lichens, mais fréquentent aussi d'autres milieux.

BERLESE, de son côté, dans l'A.M.S. (1882-1896), signale un certain nombre d'espèces (p. 70) qui vivent sur les arbres et sur les rochers. Elles sont parmi les plus importantes : *Cymbaeremaeus cymba* (Nic.), *Micreremus brevipes* (Mich.), *Liodes theleproctus* (Herm.), *Camisia segnis* (Herm.), *Humerobates rostromellatus* Grandj., *Dometorina plantivaga* (Berl.), *Pelops acromios* (Herm.), *Trhypochthonius tectorum* (Berl.).

Après BERLESE et MICHAEL, les milieux saxicoles et arboricoles ont été négligés au profit de la faune du sol proprement dite. Par la suite, à l'exclusion de quelques travaux que nous passerons rapidement en revue, nous ne trouvons que des notes faunistiques dans des monographies d'ensemble.

STRENZKE, dans son travail sur les Oribates de l'Allemagne du Nord, consacre quelques pages aux Oribates qui forment la synusie à *Zygoribatula exilis* Nic. de la couverture de Mousses ou de Lichens des substrats rocheux (1952, p. 59). Dans cette synusie, l'auteur sépare les espèces caractéristiques en deux groupes, l'un hygrophile, avec *Zygoribatula exilis* (Nic.), *Sphaerozetes piriformis* (Nic.), *Minunthozetes pseudofusiger* (Schweizer) et *Eremaeus oblongus*

(C.L.K.), l'autre, xérophile, avec *Phauloppia lucorum* (C.L.K.), *Trhypochthonius tectorum* (Berl.), *Scutovertex minutus* (C.L.K.) et *Cymbaeremacus cymba* (Nic.). Un nombre assez important d'espèces s'ajoute aux formes principales. Nous reviendrons sur ces listes dans d'autres chapitres.

PSORCHN-WALCHER et GUNHOLD (1957, p. 346) citent 24 espèces vivant dans les Lichens ou les Mousses sur rochers ou sur troncs d'arbre dans la forêt et hors de la forêt. Ils classent ces espèces en quatre groupes principaux :

1° Les espèces se rencontrant aussi bien dans les endroits découverts que dans le bois. Ce sont les espèces indicatrices du caractère xérophile : *Zygoribatula exilis*, *Eremaeus oblongus* et *Trichoribates trimaculatus*.

2° Les espèces qui se rencontrent exclusivement dans les endroits découverts : *Trhypochthonius tectorum*, *Phauloppia conformis* et *Mycobates parmeliae*.

3° Les espèces qui ne se rencontrent que dans la forêt et dont la plus typique est *Minuntozetes pseudofusiger*.

4° Un groupe d'espèces dont les conditions optimales de vie sont réalisées dans des milieux autres que ceux-ci et qui sont, soit des espèces accessoires, soit des espèces accidentelles.

KLIMA (1959, p. 200) groupe un certain nombre d'espèces de Mousses et rochers des lieux secs avec plusieurs variantes. Toutes font partie de l'hémiédaphon. On y retrouve les principales espèces déjà citées : *Phauloppia lucorum*, *Zygoribatula exilis*, *Minunthozetes pseudofusiger*, *Scutovertex minutus*, *Camisia segnis*.

Nous pourrions relever, dans des monographies régionales, des citations concernant aussi cette faune, mais nous retrouverions le plus souvent les mêmes espèces, et cela d'autant plus que les Oribates, d'une manière générale, ont été étudiés en Europe moyenne ou en Europe du Nord.

Nous terminerons ce rapide exposé des principaux travaux portant sur la faune qui nous intéresse par les nombreuses notes de GRANDJEAN, qui sont du plus grand intérêt. Les descriptions précises d'espèces y sont toujours accompagnées de remarques portant sur l'écologie et l'éthologie. Ces remarques ne sont jamais le résultat de constatations rapides, mais le fruit d'une longue et patiente observation. La méthode des petites faunes, employée par GRANDJEAN autour de sa maison, pendant de nombreuses années et dans un périmètre très réduit (1947, p. 6), lui a toujours donné des résultats excellents. Les indications sur les espèces saxicoles et arboricoles sont très nombreuses et variées et nous y reviendrons sans cesse au cours de notre travail. Il n'est donc pas nécessaire d'insister davantage.

DEUXIÈME PARTIE

**ÉCOLOGIE DES ORIBATES
SAXICOLES ET ARBORICOLES**



FIGURE 24. — Adulte et tritonynphe d'*Ommatocepheus ocellatus* (x95) en activité sur un Lichen crustacé recouvert d'une mince pellicule d'eau. Seuls émergent, le notogaster de l'adulte (à droite), le scalp larvaire de la nymphe (en haut à gauche) et une soralie du Lichen (en bas à gauche). Les soralies sont difficilement mouillables (dessin Y. COINEAU).

I. INTRODUCTION

La hêtraie de la Massane et ses environs ont été particulièrement étudiés en détail pour plusieurs raisons. Il était nécessaire pour faire un travail d'ensemble sur les Oribates saxicoles et arboricoles de connaître aussi dans la même région les Oribates du sol, car *a priori* nous ne savons pas dans quelles mesures diffèrent les deux faunes.

Les travaux antérieurs nous montrent qu'un certain nombre d'espèces se retrouvent fréquemment dans les milieux saxico-arboricoles, mais nous devons chercher à connaître l'ensemble des espèces qui sont inféodées à ce milieu, et si parmi celles-ci, il en est qui vivent aussi dans le sol. Nous pourrions ainsi comparer les deux faunes.

Ces problèmes ne pouvaient pas être étudiés à la fois dans les trois grandes régions que nous avons prospectées : région de Banyuls à climat méditerranéen, région de la Massane à climat montagnard moyen, région de Font-Romeu ou d'Orédon à climat de haute montagne, parce que le nombre de prélèvements à étudier doit être très important pour donner des résultats valables. Le choix de la Massane s'imposait parce que la hêtraie est une association végétale très fréquente dans l'Europe moyenne, et que sa faune est une des mieux connues. Les comparaisons avec d'autres hêtraies deviennent alors possibles, du moins dans une certaine mesure. La faune étant plus connue, le nombre d'espèces nouvelles y est moins élevé, et ceci est un facteur important quand on sait que les Oribates d'Europe sont encore très mal étudiés dans beaucoup de régions comme la région méditerranéenne où la proportion des espèces, nouvelles ou mal définies, dépasse le plus souvent 30 %, pour atteindre quelquefois 50 % du total des espèces récoltées. Or, nous l'avons déjà dit, les Oribates sont longs à décrire.

Malgré sa ressemblance avec d'autres hêtraies de l'Europe occidentale, la Massane, par sa position méridionale, par son isolement au milieu d'une zone de type méditerranéen, n'en présente pas moins une grande originalité qui accroît son intérêt. Les contrastes entre biotopes y sont saisissants. Au milieu même de la forêt, le moindre accident de terrain modifiant l'orientation provoque des îlots secs et ensoleillés où les Hêtres sont remplacés par des chênes pubescents ou même des Chênes verts (fig. 4). La hêtraie y est à la limite inférieure de ses possibilités.

Dans le but de comparer la faune du sol et la faune saxico-arboricole, 350 prélèvements ont été effectués dans la forêt de la Massane, à peu près en nombre égal, 165 prélèvements au sol et 185 sur les rochers ou les arbres.

II. CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES DE LA FAUNE SAXICO-ARBORICOLE DANS LA FORÊT DE LA MASSANE ET COMPARAISONS AVEC LA FAUNE DU SOL

A. RÉSULTATS GLOBAUX

Les 350 prélèvements étudiés ont donné 196 espèces différentes indiquées dans le tableau en annexe. En fait, ce nombre est plus élevé et dépasse 200 si l'on tient compte de nombreuses espèces des genres *Liochthonius*, *Oppia* et *Suctobelba* qui n'ont pas été indiquées sur le tableau et qui n'ont été récoltées qu'une ou deux fois. La systématique de ces genres est embrouillée et on peut remarquer que de nombreuses espèces n'ont pas été nommées ici. Le genre *Oppia* en particulier comprend plus de 180 espèces. Or la plupart de ces formes sont de petite taille (250 à 350 μ), et les descriptions ne portent généralement que sur la face dorsale et surtout sur les sculptures chitineuses qui ornent le prodorsum. La forme et l'importance de ces sculptures sont variables et l'étude à peine amorcée de notre matériel nous a permis de constater que quelques caractères, qui sont généralement dédaignés dans les descriptions d'*Oppia*, tels que la chétotaxie du notogaster et des volets génitaux, la structure latérale du podosoma, sont importants à étudier. Le genre *Oppia* est hétérogène et de nombreuses coupures s'imposent pour clarifier la situation. Étant donné le grand nombre d'espèces qui existent dans la littérature et l'accroissement constant des descriptions (près de 70 espèces sur 180 dans les cinq dernières années !), nous ne pensons pas que ce problème soit près d'être résolu.

Ce tableau porte les 196 espèces dont il a été tenu compte, classées d'après l'essai de classification naturelle des Oribates (GRANDJEAN, 1953). Il indique pour chacune d'entre elles, le nombre total de récoltes et la répartition de ces récoltes : sol-rocher + arbre. Si les espèces trouvées moins de quatre fois (moins de 1 % du total de prélèvements) ne sont pas prises en considération, nous obtenons 152 espèces. Ces espèces peuvent être classées en trois groupes d'après leur fidélité au milieu qu'elles habitent. C'est ainsi que 104 espèces ont une préférence très nette pour le sol. 70 de ces espèces ont été récoltées exclusivement dans le sol ou dans des milieux directement liés au sol, 17 autres s'y trouvent dans des proportions inférieures à 90 % et 17 aussi dans des proportions comprises entre 65 et 90 %.

Les espèces qui vivent aussi bien dans les milieux édaphiques que dans les milieux saxico-arboricoles, sont peu nombreuses : 11.

Les 37 autres espèces sont saxico-arboricoles. 25 espèces le sont toujours, sauf pour quelques individus isolés rencontrés au pied des arbres et des rochers et dont nous ne tenons pas compte parce qu'il s'agit de rencontres accidentelles. Trois espèces ont une fréquence égale ou supérieure à 90 %, et neuf espèces ont une fréquence comprise entre 65 et 90 %.

Ces chiffres sont consignés dans le tableau ci-après.

Répartition générale					
Sol		Indifférentes		Saxico-arboricoles	
Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	%
104	68,4	11	7,2	37	24,4

Fidélité pour les espèces saxico-arboricoles		
Présence dans le sol	Nombre d'espèces	%
100 %	70	67,3
= ou sup. 90 %	17	16,35
entre 65 et 90 %	17	16,35

Fidélité pour les espèces du sol		
Présence dans le sol	Nombre d'espèces	%
100 %	25	67,6
= ou sup. 90 %	3	8,1
entre 65 et 90 %	9	24,3

La faune saxico-arboricole de la Massane peut donc être évaluée à un quart environ de la faune oribatologique totale. Ce chiffre est plus important qu'on ne le pense généralement et peut surprendre tous ceux qui n'accordent qu'une importance secondaire à ces milieux.

Le plus grand nombre d'espèces, qu'elles fassent partie de la faune du sol ou de la faune saxico-arboricole, sont strictement inféodées à leurs milieux et ne se trouvent, pour une région donnée tout au moins, qu'exceptionnellement ailleurs. Ces espèces représentent 67,3 % de la faune du sol, 67,6 % de la faune saxico-arboricole et 62,5 % de la faune totale.

Le nombre d'espèces qui ne peuvent être manifestement placées dans un groupe ni dans l'autre, est très bas et ne représente que 7,2 % de l'ensemble. *Les deux faunes sont donc nettement séparées.*

B. CONSIDÉRATIONS FAUNISTIQUES

Dans ce chapitre nous analyserons les considérations faunistiques résultant de la comparaison des deux faunes. Dans le tableau en annexe, les espèces sont citées suivant la classification naturelle, et la comparaison des deux faunes nous permet de faire des remarques intéressantes à ce sujet.

Les Oribates sont divisés en deux grands groupes, les Oribates inférieurs ou Oribates primitifs, et les Oribates supérieurs.

Les Oribates inférieurs comprennent sept super-familles : *Palaeacaroida*, *Enarthronota*, *Parhyppochthonoidea*, *Perlohmannoidea*, *Mesoplophoroidea*, *Phthiracaroida* et *Nothroidea* (V. d. HAMMEN, 1959, p. 3). Ces super-familles sont d'inégale importance. C'est ainsi que les *Parhyppochthonoidea* et les *Mesoplophoroidea* sont réduites chacune à une seule famille et deux genres. Dans cet ensemble d'Oribates inférieurs, on compte actuellement une trentaine de familles. Les *Palaeacaroida* ne sont pas représentés à la Massane, du moins avec certitude. *Aphelacarus acarinus* (Berlese) est un palaeacaroïde souvent présent dans nos prélèvements après extractions à l'appareil de BERLESE. Le plus souvent il ne s'agit que de quelques exemplaires isolés, et comme cette espèce vit couramment dans les maisons (GRANDJEAN, 1954, p. 226), il est probable que les exemplaires trouvés sont venus se joindre aux autres Oribates du prélèvement. Seules sont prises en considération les récoltes qui fournissent un nombre assez important d'individus. Ce n'est le cas pour aucune de celles de la Massane.

Tous les autres groupes d'Oribates inférieurs sont représentés à la Massane, mais sur 49 espèces récoltées, 36 seulement sont représentées dans plus de 1 % des prélèvements.

Sur 36 espèces, 29 dépendent du sol, cinq sont saxico-arboricoles et deux sont indifférentes. Les pourcentages sont respectivement de 80,6 %, 13,9 % et 5,5 %. Les espèces inféodées au sol sont donc plus nombreuses chez les Oribates inférieurs que pour l'ensemble des Oribates (68,4 %). Les Oribates inférieurs saxico-arboricoles au contraire sont nettement moins nombreux (13,9 % contre 24,4 % pour l'ensemble de la faune). Il faut également remarquer que les espèces saxico-arboricoles sont toutes des *Nothroidea*. Toutes les espèces appartenant aux cinq autres super-familles sont liées au sol. La seule exception est *Cosmochthonius reticulatus* Grandjean qui semble être une espèce recherchant avant tout des endroits secs. Cette dominance des espèces édaphiques serait encore plus marquée s'il avait été tenu compte des différentes espèces de *Liochthonius*. D'ailleurs parmi les *Nothroidea*, trois genres seulement sont saxico-arboricoles : *Camisia*, *Trhyppochthonius* et *Trima-laconothrus*. Le plus important est *Camisia* avec trois espèces.

Donc, à l'exception de quelques genres, les Oribates inférieurs sont liés aux milieux édaphiques.

Les Oribates supérieurs sont beaucoup plus nombreux et difficiles à classer. Ils sont groupés en cinq sections comprenant pour le moment une cinquantaine de familles. Sur 116 espèces retenues, les espèces édaphiques sont au nombre de 75 (64,6 % du total), les saxico-arboricoles, au nombre de 32 (27,6 %) et il y a cinq espèces indifférentes (7,7 %). Les différences dans les proportions sont assez sensibles comme l'indique le tableau suivant.

	Total	Sol		Saxico-arbor.		Indif.	
		Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	%	Nombre d'espèces	%
Oribates inférieurs.	36	29	80,6	5	13,9	2	5,5
Oribates supérieurs.	116	75	64,6	32	27,6	9	7,7
O. inf. + O. sup.	152	104	68,4	37	24,4	11	7,2

Les Oribates supérieurs ont donc un plus grand pourcentage d'espèces saxico-arboricoles que les Oribates inférieurs. Parmi eux pourtant quelques genres ont très peu de représentants dans ces milieux. Le plus caractéristique est le genre *Oppia* dont une seule espèce, *Oppia ornata* Oudemans, est nettement saxicole, du moins à la Massane. Les onze autres espèces d'*Oppia* qui sont présentes dans plus de 1 % des prélèvements à la Massane sont des espèces édaphiques. Il en est de même pour le genre *Suctobelba* qui n'est pas représenté dans les prélèvements sur les rochers et les arbres et dont les espèces abondent dans les milieux édaphiques. Ces deux genres ont un grand nombre d'espèces de petite taille, particulièrement bien adaptées à la vie dans la terre ou dans l'humus.

La quasi-absence d'espèces primitives parmi ces peuplements saxico-arboricoles nous permet de penser que d'une manière générale, la faune saxicole s'est différenciée à partir de la faune du sol proprement dite. Ce sont les espèces à plus grand potentiel évolutif et au pouvoir d'adaptation le plus grand qui sont venues peupler ce milieu. Les espèces primitives, souvent très spécialisées d'ailleurs, sont restées dans le sol. Les quelques connaissances que nous possédons sur les Oribates endogés proprement dits, nous montrent un lot important d'espèces primitives, joint à quelques genres d'Oribates supérieurs qui ont une préférence marquée pour la vie dans les couches moyennes ou profondes de l'humus. Parmi ces Oribates endogés primitifs nous citerons, à la Massane, *Atopochthonius artiodactylus* Grandjean, *Eulohmannia ribagai* Berlese, *Gehypochthonius rhadamantus* Jacot, et à un moindre degré, *Nanhermannia pectinata* Strenzke, dont surtout les formes immatures se trouvent dans la terre profonde et *Hypochthonius rufulus* C. L. Koch.

Bien qu'ils n'aient pas été récoltés dans la région de la Massane, les *Perlohmanniidae*, les *Epilohmanniidae* et les *Lohmanniidae*, en Europe du moins, sont le plus souvent des espèces endogées. Il

s'agit aussi d'Oribates primitifs, mais très spécialisés, incapables de s'adapter à un milieu autre que le leur. Ce sont, pour la plupart des espèces relictées réfugiées dans le sol, des fossiles vivants. Ils sont surtout limités par leur manque de résistance aux variations des facteurs abiotiques. Par contre, comme nous le verrons par ailleurs, les espèces résistantes ont pu peupler tous les milieux annexes du sol. L'exemple du genre *Trimalaconothrus* est fort significatif, parmi les Oribates inférieurs. Des espèces se sont adaptées au milieu sec des Lichens saxicoles, alors que d'autres au contraire peuplent les Mousses aquatiques. Nous reviendrons ailleurs sur ce sujet.

D'autres Oribates, habitant les couches supérieures du sol, n'ont quand même pas ou peu de représentants saxico-arboricoles. Parmi les Oribates inférieurs, nous citerons les *Phthiracaroida* qui habitent la litière, l'humus ou les Mousses terricoles. Les seuls exemplaires récoltés à la forêt de la Massane sur les rochers, provenaient de Mousses très épaisses avec un support riche en terre et en débris végétaux de toutes sortes. Il est probable que pour ces animaux, l'extension est limitée surtout par la biologie des stases immatures qui creusent des galeries dans le bois, et se déplacent très peu. Ils colonisent ainsi très souvent les souches pourries d'arbres morts.

Chez les Oribates supérieurs, ce sont surtout les *Gymnodamaeidae* et les *Belbidae*, familles d'ailleurs très voisines, qui, fréquents dans la litière, ne se trouvent presque jamais sur les rochers et les arbres. Nous pensons que ces espèces, généralement de forte taille et munies de longues pattes grêles sont particulièrement à l'aise dans les feuilles mortes ou les couches superficielles et très aérées du sol. On les imagine mal, par contre, se déplaçant sur des rochers verticaux, ou tenant prise lorsque le vent souffle avec violence. De plus les scalps larvaire et nymphaux restent souvent accrochés au notogaster de l'adulte et forment une pyramide qui rend encore plus précaire l'équilibre de l'animal.

Si nous voulons connaître l'origine du peuplement saxicole et arboricole, nous devons tenir compte des facteurs qui favorisent l'expansion d'une espèce ou d'un groupe d'espèces, et aussi des facteurs qui limitent cette expansion. Ce ne seront pas forcément les mêmes facteurs qui permettront d'expliquer la localisation des différents groupes d'Oribates. Ces facteurs pourront essentiellement être d'ordre abiotique, d'ordre morphologique ou d'ordre physiologique.

C. COMPARAISONS QUANTITATIVES

Comme nous l'avons déjà signalé au début de ce travail, il est impossible de faire un travail quantitatif sur la faune des épiphytes ou des épilithes. Il est impossible de comparer quantitativement la microfaune d'un Lichen crustacé et celle d'une Mousse épaisse. C'est encore plus difficile quand il s'agit d'un prélèvement d'humus et de litière qu'il faut comparer avec le Lichen ou la Mousse. Nous

ne pouvons fournir dans ce chapitre que des données très approximatives et des généralités.

Un certain nombre de facteurs jouent un rôle important dans la densité des populations.

1. La masse totale du biotope est un élément capital de la densité des populations et si nous prélevons 100 g dans un tapis de Mousse important, les Oribates y seront plus nombreux que dans un coussinet de Mousse isolé de 100 g, toutes choses égales d'ailleurs. Un tapis de Mousse au sol sera donc plus riche qu'un tapis sur rocher forcément limité. Ce facteur n'est important que quand l'habitat considéré, Mousse ou Lichen, est restreint. Les gros tapis de Mousses saxicoles sont aussi riches que ceux du sol, quand les conditions sont favorables.

2. Un deuxième facteur important est l'exposition. En sous-bois ou à l'ombre, la faune saxicole ou arboricole est riche. Les coussinets de Mousses, constamment humides, mais n'étant pas inondés, hébergent une faune très dense comme dans les milieux édaphiques.

Dans les lieux découverts au contraire, la microfaune saxicole est beaucoup moins dense que celle du sol dans les mêmes conditions. Celui-ci offre une protection plus grande aux animaux.

3. L'abondance et la variété de la nourriture jouent un rôle important dans la densité des populations. Les deux premiers facteurs que nous venons de signaler conditionnent en partie l'abondance et la variété de la nourriture. En effet, la décomposition de la matière vivante, la formation de mycorhizes sont facilitées si ces phénomènes ont lieu au sein d'une grande masse. Au contraire, le lessivage très important dans les coussinets de Mousses ou de Lichens, la pluie, le vent, enlèvent une partie de la nourriture disponible.

Les milieux les plus riches seront donc les larges et épais tapis de Mousses sur rocher horizontal ou sur tronc d'arbre couché, en sous-bois.

Dans de telles conditions, nous avons obtenu en découpant un morceau de tapis épais de deux cm et pesant 125 g, plus de 3 300 animaux, dont 1 114 Oribates adultes et 941 immatures. Ces chiffres sont comparables à ceux que peuvent fournir les plus riches prélèvements au sol. Le nombre d'Oribates tombe rapidement dès que les prélèvements sont moins favorables; les Hépatiques ou les Lichens (*Parmelia*) sur les troncs de Hêtres en forêt fournissent, pour un volume et un poids identiques, quelques centaines d'individus au maximum, de même les surfaces rocheuses verticales ou très obliques, dans le sous-bois.

Sur les troncs d'arbres isolés, les épiphytes sont moins épais et la faune est encore plus clairsemée. Les variations du microclimat y sont, nous l'avons vu, plus sensibles qu'en sous-bois. Les rochers exposés au soleil sont les milieux les plus pauvres. Beaucoup de plaques de Lichens sont azoïques quand elles sont très sèches et isolées. Dans certains cas, toutefois, on y rencontre une faune abondante comme dans le Lichen crustacé *Pertusaria rupicola*

qui peut abriter malgré sa faible épaisseur un très grand nombre d'Oribates. Le Lichen est miné par les cavités creusées par *Pirnodus detectidens* Grandjean. Mais un tel peuplement est monospécifique et très spécial.

De même, dans la vallée de la Baillauray on peut compter des dizaines de *Saxicolestes pollinivorus* Travé sur une surface de un dm², lorsque les conditions sont favorables. D'autres espèces peuvent être également denses sur le rocher nu, *Phauloppia lucorum* (C.L.K.) par exemple, ou sur l'écorce lisse des Hêtres comme *Humerobates rostralamellatus* Grandjean.

La densité des Oribates saxico-arboricoles n'atteint donc que rarement les fortes densités rencontrées dans les habitats terricoles, et ceci, presque toujours, lorsque les conditions générales de vie s'approchent de celles que l'on rencontre dans le sol.

Il est intéressant de comparer aussi quantitativement le nombre d'espèces qui peuplent les milieux différents qui nous occupent. Ce sont les facteurs que nous venons d'évoquer qui entrent en jeu et les variations, suivant les biotopes, seront très sensibles. De plus, les erreurs dues au prélèvement sont fortement atténuées quand on ne compte que le nombre d'espèces et non le nombre d'individus.

Nous donnons ici une liste de quelques prélèvements récoltés le même jour dans des habitats très rapprochés :

Caractéristiques du prélèvement	Nombre d'espèces				Moyenne
	dates				
	5-3-1957	15-6-1957	7-9-1957	28-12-1957	
Litière de feuilles, sèche, épaisse, dans le bois, dans un endroit ombragé	11		8	8	9
Litière inférieure, en voie de décomposition avec beaucoup d'humus	16	22	23	23	21
Terreau noir, humide sous la litière	27	22	17	31	21,75
Mousses de 2 cm d'épaisseur sur un rocher horizontal à 1 m des prélèvements précédents ..	22	27	15	18	20,5

Dans ces prélèvements, le nombre d'espèces rencontrées dans les Mousses saxicoles, dans la litière inférieure et dans le terreau sont sensiblement identiques. La litière sèche superficielle est la plus pauvre. Cet exemple est un des plus favorables que nous puissions trouver. Il correspond aux faunules riches en individus. En effet, il est exceptionnel que le nombre d'espèces d'un prélèvement sur rocher ou sur arbre dépasse 30 espèces. Par contre, ce chiffre est souvent dépassé dans les prélèvements d'humus sous la couche superficielle de litière en voie de décomposition. C'est cet horizon qui est le plus riche en espèces et en individus.

Dans la forêt même, les prélèvements sur rochers verticaux sont beaucoup moins riches ainsi que les prélèvements d'Hépatiques ou de Lichens sur arbre. En moyenne le nombre d'espèces est proche de la dizaine.

Dans les endroits découverts, le nombre d'espèces est encore plus bas. Sous les écorces, dans les Lichens ou les Mousses des troncs d'arbres isolés, on récolte généralement moins de dix espèces. Plus le milieu est ingrat, moins le nombre des espèces est grand. On obtient bien souvent, comme dans les *Pertusaria*, des prélèvements monospécifiques, l'unique espèce pouvant d'ailleurs être représentée par un très grand nombre d'exemplaires. C'est une caractéristique, bien connue, des milieux extrêmes. Par contre, même dans les endroits découverts, les prélèvements au sol sont presque toujours plus riches. Il est rare de trouver moins de cinq espèces. Dans les zones les plus sèches de la forêt de la Massane (bois dégradé de Chênes pubescents, *Quercus pubescens*), des litières très sèches nous ont donné 18 espèces d'Oribates et l'humus sous-jacent, légèrement humide, 40 espèces (2-VII-1957). Par contre une touffe d'*Alsine* sp. récoltée à quelques mètres avec de la terre noyant les racines, ne comptait que 10 espèces d'Oribates, et de gros Lichens à quelques centimètres de cette touffe, cinq espèces seulement.

Les prélèvements saxicoles ou arboricoles fournissent donc en général un nombre d'individus moins élevé que les prélèvements du sol. Seuls, font exception, des Mousses et des Lichens placés dans des conditions très voisines de celles qui se rencontrent dans le sol : masse importante de l'habitat, faibles et lentes variations des facteurs climatiques, abondance de nourriture.

D. LES MILIEUX INTERMÉDIAIRES

Dans certains cas, les deux faunes que nous venons de distinguer sont mélangées dans un même prélèvement. Il existe des milieux intermédiaires qui, suivant qu'ils sont soumis à des conditions plus voisines que celles qui règnent dans le sol ou au contraire plus proches de celles auxquelles sont soumis les habitats saxicoles ou arboricoles, auront des faunules composées d'une majorité d'espèces édaphiques ou saxico-arboricoles. Ces milieux sont difficiles à analyser, car ils sont le siège de variations et modifications rapides et constantes dans leurs éléments faunistiques. Les migrations quotidiennes ou saisonnières y ont plus d'amplitude qu'ailleurs et la faune y variera beaucoup, dans l'espace et dans le temps. Ces milieux intermédiaires, ce sont d'abord les pieds des arbres. Les grosses racines de Hêtres sur lesquelles croissent des Mousses ou des Lichens ont en majorité des espèces arboricoles (fig. 37). La terre qui se trouve prise entre ces racines a au contraire une faune édaphique, mais entre ces deux milieux extrêmement voisins se produisent des échanges de faune. En voici un exemple : Mousses

recueillies au pied d'un Hêtre au bord de la rivière Massane le 17-7-1954 :

Espèces édaphiques	Espèces indifférentes	Espèces saxico-arboricoles
<i>Pseudotritia duplicata</i>	<i>Tectocephus sarekensis</i>	<i>Cymbaeremaeus cymba</i>
<i>Malaconothrus gracilis</i>	<i>Chamobates</i> cf. <i>voigtsi</i>	<i>Pelops acromios</i>
<i>Phthiracarus</i> sp.	<i>Eremaeus hepaticus</i>	<i>Lepidozetes singularis</i>
<i>Minunthozetes pseudofusiger</i>		
<i>Oppia quadricarinata</i>		
<i>Haplozetes vindobonensis</i>		
<i>Scheloribates</i> sp.		

Il en est de même des prélèvements effectués au pied des rochers.

C'est ainsi qu'un prélèvement de *Bryum stellatum* recueilli au pied d'un rocher le 28-3-56 dans la forêt nous a fourni les espèces suivantes :

Espèces édaphiques	Espèces indifférentes	Espèces saxico-arboricoles
<i>Brachychtonius</i> cf. <i>berlesei</i>	<i>Eremaeus hepaticus</i>	<i>Camisia horrida</i>
<i>Ctenobelba pectinigera</i>	<i>Carabodes marginatus</i>	<i>Pelops acromios</i>
<i>Oppia</i> gr. <i>bicarinata</i>	<i>Scutovertex</i> sp. A	<i>Sphaerozetes</i> sp.
<i>Oppia minus</i>	<i>Achipteria italica</i>	
<i>Oppia quadricarinata</i>		
<i>Oppia</i> ssp.		
<i>Oribatula pannonica</i>		

Nous donnons deux exemples dans lesquels les espèces édaphiques dominent. Dans d'autres cas, ce seront les espèces saxico-arboricoles qui seront en plus grand nombre. D'ailleurs, dans les milieux saxico-arboricoles proprement dits, il y a toujours, en petit nombre, des espèces édaphiques. Les figures 37, 39 et 42 nous montrent les principales espèces édaphiques rencontrées dans ces milieux : *Tectocephus velatus* (si commun que nous l'avons cité avec les Oribates saxico-arboricoles), *Oppia quadricarinata*, *Odonotocephus elongatus* et *Oribatula tibialis*.

Les troncs d'arbres morts sont également des milieux où faunes édaphique et saxico-arboricole sont en contact et interfèrent. DELAMARE-DEBOUTTEVILLE (1951, p. 227) a insisté fort justement sur l'importance biogéographique de ces milieux. Ils jouent le rôle d'asiles où se maintiennent les reliques historiques de l'état antérieur. Leur étude est donc très importante. Pendant la durée de sa décomposition, l'arbre mort passe par plusieurs stades successifs. Le bois attaqué par les Insectes xylophages, devient spongieux, lacuneux, imbibé d'eau. C'est le premier stade de la décomposition. L'écorce est légèrement soulevée et les Mousses et les Lichens sont à leur place. Le complexe saproxylique en formation sous l'écorce

est alors habité par une microfaune nombreuse et variée. Parmi les Oribates, existent d'abord des espèces que nous n'avons rencontrées pour l'instant que dans cet habitat particulier (TRAVÉ, 1960, p. 230) : *Tetracondyla dorni* (Balogh), *Metaleius strenzkei* Travé et *Paraleius leontonycha* (Berlese) ou d'autres qui sont rares ailleurs : *Thyrisoma lanceolata* (Mich.), *Oribatella sexdentata* Berlese.

Les espèces saxico-arboricoles y sont bien représentées : *Omma-tocephus ocellatus* (Mich.), *Caleremaeus monilipes* (Mich.), *Cerato-toppia bipilis* (Herm.), *Cymbaeremaeus cymba* (Nic.), *Trichoribates trimaculatus* (C.L.K.), *Lepidozetes singularis* Berl. et *Phauloppia coineau* Travé.

Les espèces édaphiques sont assez nombreuses aussi : *Cepheus cepheiformis* (Nic.), *Oppia* cf. *insculpta*, *Oppia subpectinata* Oudemans, *Tectocephus velatus* (Mich.), *Neoribates* sp., *Scheloribates* sp., *Liebstadia humerata* (Selln) et *Oribatula tibialis* (Nic.).

Cet habitat est donc fréquenté par des espèces qui viennent des milieux voisins, soit du revêtement d'épiphytes, soit du sol.

Enfin, les sols squelettiques ou lithosols sont dans le même cas. Sur des grandes dalles inclinées par exemple, on passe insensiblement des Mousses saxicoles aux Mousses terricoles. L'augmentation progressive des quantités de terre et de matière organique permet l'installation d'une faunule édaphique de plus en plus typique. Les espèces les moins sensibles s'installent les premières. Les petites espèces comme les *Brachychthoniidae* ou les *Oppiidae* se rencontrent dès que la terre et l'humus pris dans les crampons des Mousses ou des Lichens atteignent 5 ou 6 centimètres d'épaisseur. On ne saurait négliger l'influence des migrations pas plus que celle des saisons. Les espèces édaphiques en période humide ou chaude, au printemps et à l'automne colonisent des biotopes d'où elles ont complètement disparu en été ou en hiver.

Ces habitats fluctuants présentent des biocénoses en évolution constante. L'étude de ces milieux intermédiaires serait d'un grand intérêt, car elle pourrait donner des indications précises sur la sensibilité des espèces aux différentes variations de facteurs et sur les possibilités respectives des espèces à l'expansion. Pour cela il est nécessaire de bien connaître les faunes terricoles d'une part et saxico-arboricoles d'autre part. De plus il faudrait faire de très nombreux prélèvements rapprochés. Une telle analyse d'écologie expérimentale sur le terrain dépassait largement le cadre de notre travail.

III. RÉPARTITION DANS LA RÉGION DE LA MASSANE DES ORIBATES SAXICO-ARBORICOLES

A. GÉNÉRALITÉS

1. RÔLE DU SUBSTRAT

Sur les 180 prélèvements effectués sur les arbres et les rochers à la Massane, 124 l'ont été sur des rochers, 56 sur les arbres. Comme nous le verrons par la suite, la faune arboricole est moins différenciée que la faune saxicole et il était inutile de faire un plus grand nombre de prélèvements qui ne nous auraient rien appris de nouveau.

Notre premier souci a été de chercher à savoir si le substrat joue un rôle important dans la répartition des espèces. Dans le tableau suivant, nous avons réuni les espèces qui se rencontrent le plus souvent. Nous donnons pour chaque espèce le nombre de récoltes obtenues sur rocher et sur arbre. En multipliant par deux le nombre de récoltes arboricoles on peut comparer, d'une manière approximative, celles-ci avec les récoltes saxicoles.

Espèce	Nombre de récoltes sur rocher	Nombre de récoltes sur arbre	Chiffres compensés, récolt. sur arb. x2
<i>Camisia horrida</i>	18	4	8
<i>Camisia invenusta</i>	8	1	2
<i>Camisia segnis</i>	4	0	0
<i>Trhypochthonius tectorum</i>	4	0	0
<i>Trimalaconothrus saxosus</i>	4	0	0
<i>Poroliodes farinosus</i> *	3	2	4
<i>Liodes theleproctus</i>	19	12	24
<i>Platylodes scaliger</i>	12	3	6
<i>Ommatocephus ocellatus</i>	9	11	22
<i>Niphocephus nivalis delamarei</i>	8	0	0
<i>Eremaeus hepaticus</i>	18	2	4
<i>Eremaeus oblongus</i>	5	5	10
<i>Eremaeus</i> sp.	14	6	12
<i>Caleremaeus monilipes</i>	22	3	6
<i>Ceratoppia bipilis</i>	11	4	8
<i>Xenillus discrepans</i>	1	10	20

* Espèces du sol, présentes aussi dans les milieux saxicoles, et ajoutées à cause de leur intérêt.

Espèce	Nombre de récoltes sur rocher	Nombre de récoltes sur arbre	Chiffres compensés, récolt. sur arb. x2
<i>Carabodes labyrinthicus</i>	6	0	0
<i>Carabodes minusculus</i>	4	1	2
<i>Oppia ornata</i>	8	1	2
<i>Tetracondyla dorni</i>	0	4	8
<i>Tectocephus sarekensis</i>	18	1	2
<i>Tectocephus velatus</i> *	10	1	2
<i>Cymbaeremaeus cymba</i>	30	25	50
<i>Scapheremaeus cf. patella</i>	5	1	2
<i>Scutovertex</i> sp. A	23	2	4
<i>Provertex delamarei</i>	10	0	0
<i>Parachipteria petiti</i>	13	1	2
<i>Pseudachipteria magna</i>	4	0	0
<i>Pelops acromios</i>	9	7	14
<i>Pelops acromios</i> var.	2	2	4
<i>Trichoribates trimaculatus</i>	22	1	2
<i>Sphaerozetes</i> sp.	10	5	10
<i>Humerobates rostromellatus</i>	24	25	50
<i>Lepidozetes singularis</i>	4	13	26
<i>Mycobates parmelliae</i>	25	15	30
<i>Chamobates cf. tricuspидatus</i>	10	0	0
<i>Chamobates cf. voigtsi</i>	3	3	6
<i>Domitorina plantivaga</i>	11	5	10
<i>Oribatula exsudans</i>	23	0	0
<i>Oribatula parisi</i>	6	0	0
<i>Zygoribatula exilis</i>	19	9	18
<i>Phauloppia lucorum</i> (total)	27	8	16
<i>Phauloppia lucorum</i> (forme normale)	18	1	2
<i>Phauloppia lucorum</i> (forme à poils courts)	9	7	14
<i>Phauloppia saxicola</i>	4	0	0
<i>Pirnodus detectidens</i>	40	0	0

Un certain nombre d'espèces n'ont été récoltées que sur les rochers : *Camisia segnis*, *Trhypochthonius tectorum*, *Trimalaconothrus saxosus*, *Niphocephus nivalis delamarei*, *Carabodes labyrinthicus*, *Provertex delamarei*, *Pseudachipteria magna*, *Chamobates cf. tricuspидatus*, *Oribatula exsudans*, *Oribatula parisi*, *Phauloppia saxicola* et *Pirnodus detectidens*.

Plusieurs de ces espèces ont été récoltées trop rarement pour que nous puissions affirmer qu'elles ne se trouvent jamais sur les arbres. D'ailleurs certaines ont été récoltées, ailleurs qu'à la Massane, sur des arbres. *Camisia segnis* est une espèce arboricole que nous avons obtenue par battage d'arbres ailleurs qu'à la Massane où elle est peu commune. GRANDJEAN (1936, p. 49) nous apprend qu'elle se tient ordinairement à la face inférieure des feuilles, près du pétiole ou de la nervure centrale ainsi que sur les troncs d'arbres, sur les écorces moussues ou non, ou sous les écorces. *Oribatula exsudans* et *Pirnodus detectidens* ont, par contre, été trouvés, l'un

23 fois, l'autre 40 fois, et uniquement sur des rochers. Nous avons recherché *P. detectidens* dans des Lichens de même type que *Pertusaria rupicola*, *Pertusia pertusa* par exemple, commun sur les arbres, sans pouvoir récolter un seul *Pirnodus*.

Une seule espèce est présente sur les arbres et absente des rochers, *Tetracondyla dorni*. Nous avons déjà indiqué qu'il s'agit d'une espèce habitant le bois en cours de décomposition plutôt que les écorces ou les épiphytes. Son absence sur les rochers est donc normale.

Beaucoup d'espèces sont plus communes sur les rochers que sur les arbres : *Camisia horrida*, *Camisia invenusta*, *Platyliodes scaliger*, *Eremaeus hepaticus*, *Caleremaeus monilipes*, *Oppia ornata*, *Tectocephus sarekensis*, *Tectocephus velatus*, *Scutovertex* sp. A, *Parachipteria petiti*, *Trichoribates trimaculatus* et *Phauloppia lucorum*.

D'après GRANDJEAN (1936, p. 53), *Camisia horrida* est moins franchement arboricole que *C. segnis*, mais il est plus commun dans les Mousses et Lichens des arbres que dans ceux des rochers. Il n'en est pas ainsi à la Massane, si ce n'est pour les arbres de la lisière. Nous avons séparé, dans notre liste, les deux formes de *Phauloppia lucorum* (TRAVÉ, 1961, p. 336). Celle à poils longs est beaucoup plus commune sur les rochers que sur les arbres, l'autre non.

Quelques espèces semblent ne pas avoir de préférences bien marquées pour l'un ou pour l'autre des substrats. *Liodes theleproctus*, *Eremaeus* sp., *Ceratoppia bipilis*, *Carabodes minusculus*, *Scafferemaeus* cf. *patella*, *Pelops acromios* et *P. acromios* var., *Sphaerozetes* sp., *Mycobates parmeliae*, *Domitorina plantivaga* et *Zygoribatula exilis*.

Un petit nombre enfin préfèrent les arbres comme substrat : *Ommatocephus ocellatus*, *Eremaeus oblongus*, *Xenillus discrepans*, *Cymbaeremaeus cymba*, *Humerobates rostralamellatus*, *Chamobates* cf. *voigtsi* et *Lepidozetes singularis*.

D'une manière générale les épilithes abritent une microfaune d'Oribates plus variée et plus riche que les épiphytes. Pratiquement toutes les espèces arboricoles se rencontrent sur les rochers même si elles y sont plus rares que sur les arbres. Par contre un certain nombre d'espèces saxicoles ne se trouvent pas sur les troncs des arbres ni dans la végétation qui les recouvre.

Les milieux saxicoles sont aussi plus riches, le plus souvent, du point de vue quantitatif. Comme nous l'avons indiqué précédemment, les prélèvements les plus riches sont ceux qui ont été récoltés dans les tapis de Mousses ou les épais Lichens sur les surfaces horizontales des rochers. Il en est de même pour les prélèvements sur les parois verticales des rochers, généralement plus riches que ceux des troncs d'arbres, en sous-bois tout au moins. En effet, les troncs d'arbres isolés abritent une faune plus nombreuse que celle qui se trouve sur les rochers voisins. Pour des raisons évoquées ailleurs, les conditions de vie sont beaucoup moins rudes sur un tronc d'arbre isolé (protection du feuillage en particulier) que sur un rocher isolé.

2. RÔLE DE L'HABITAT

Nous venons de voir les différences qui peuvent résulter, dans la microfaune, de la nature du substrat. L'habitat considéré d'un point de vue général joue-t-il également un rôle dans la répartition des espèces ? En d'autres termes, existe-t-il des espèces qui se rencontrent exclusivement dans les Lichens ou dans les Mousses ? Le plus grand nombre des espèces saxico-arboricoles n'a pas de préférence bien marquée, mais quelques espèces sont très exigeantes dans le choix de leur habitat. *Pirnodus detectidens* ne se rencontre que dans les Lichens et même pratiquement que dans les Lichens crustacés. Cela n'a rien d'étonnant puisque cette espèce se nourrit exclusivement du Lichen, et creuse des logettes dans celui-ci. Il en est de même pour *Domatorina plantivaga* dont l'éthologie est presque la même. Mais *D. plantivaga* est beaucoup moins spécialisé que l'espèce précédente, et ses déplacements, en dehors de son milieu de prédilection, plus lointains. Nous avons trouvé des exemplaires isolés dans des Mousses. Par contre, les stases immatures ne se rencontrent, comme pour l'espèce précédente, que dans les Lichens crustacés. D'autres espèces, sans être aussi exigeantes que les deux que nous venons de citer, ont une préférence très nette pour les Lichens. *Liodes theleproctus* a été récolté 19 fois sur les rochers. Pas une seule de ces récoltes n'a été faite dans des Mousses, une seule dans des macrophytes, et toutes les autres dans des Lichens. Cette même espèce se récolte sur les arbres dans des Lichens ou des Hépatiques. *Oribatula parisi* a été trouvé cinq fois dans des Lichens et une seule fois dans des Mousses. Les mêmes proportions se retrouvent pour *Carabodes labyrinthicus*.

D'autres espèces au contraire ont une nette préférence pour les Mousses. Ce sont pour la plupart des espèces moins bien adaptées à la vie saxico-arboricole. *Oppia ornata* n'a été trouvé que dans les Mousses (neuf prélèvements), quelquefois en très grande quantité. Les quatre récoltes de *Pseudachipteria magna* concernent aussi des Mousses; *Parachipteria petiti* a été recueilli trois fois dans des Lichens, mais onze fois dans des Mousses; *Sphaerozetes* sp., treize fois dans des Mousses contre deux seulement dans des Lichens, et *Chamobates* cf. *tricuspidatus* huit fois dans les Mousses et deux dans les Lichens.

Comme nous le verrons par ailleurs, ces préférences pour l'un ou pour l'autre des habitats considérés sont dues, la plupart du temps, à des exigences trophiques, ou en rapport avec la structure même de l'habitat. Les caractéristiques écoclimatiques proprement dites ne sont pas très différentes dans une Mousse ou un Lichen comme nous avons pu le voir dans le chapitre concernant l'étude des facteurs microclimatiques. Par contre la nourriture, si elle est la même pour les espèces à régime varié est très différente pour les espèces à régime spécialisé, et ce facteur sera alors déterminant pour la répartition de ces espèces.

3. CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUES GÉNÉRALES

Les deux chapitres précédents nous laissent prévoir que la faune saxicole et arboricole de la Massane est loin de former un ensemble homogène. Nous avons pu voir qu'elle était parfaitement définie par rapport à la faune du sol, et que les deux ensembles étaient nettement séparés. Par contre, si nous appliquons à la totalité de la faune saxico-arboricole, les méthodes habituelles de l'écologie, les résultats mettront en évidence cette hétérogénéité.

a) *Fréquence*

Nous allons d'abord voir quel est le coefficient de fréquence pour chacune des espèces. Le coefficient de fréquence est ainsi calculé :

$$cf = \frac{Pa}{P} \times 100$$

Pa = nombre de prélèvements où se trouve l'espèce a .

P = nombre total de prélèvements.

Les chiffres suivants concernent 185 prélèvements.

ESPÈCES	cf.
<i>Camisia horrida</i>	11,9
<i>Camisia invenusta</i>	4,85
<i>Camisia segnis</i>	2,16
<i>Trhypochthonius tectorum</i>	2,16
<i>Trimataconothrus saxosus</i>	2,16
<i>Poroliodes farinosus</i>	2,7
<i>Liodes theleproctus</i>	16,75
<i>Platylodes scaliger</i>	8,10
<i>Ommatocephus ocellatus</i>	10,80
<i>Niphocephus nivalis delamarei</i>	4,32
<i>Eremaeus hepaticus</i>	10,80
<i>Eremaeus oblongus</i>	5,40
<i>Eremaeus</i> sp.	10,80
<i>Caleremaeus monilipes</i>	13,51
<i>Ceratoppia bipilis</i>	8,10
<i>Xenillus discrepans</i>	5,95
<i>Carabodes labyrinthicus</i>	3,24
<i>Carabodes minusculus</i>	2,70
<i>Oppia ornata</i>	4,86
<i>Tectocephus sarekensis</i>	10,27
<i>Tectocephus velatus</i>	5,95
<i>Cymbaeremaeus cymba</i>	29,19
<i>Scapheremaeus</i> cf. <i>patella</i>	3,24
<i>Scutovertex</i> sp. A	12,95
<i>Provertex delamarei</i>	5,4
<i>Parachipteria petiti</i>	7,56
<i>Pseudachipteria magna</i>	2,16
<i>Pelops acromios</i>	8,65

ESPÈCES	cf.
<i>Pelops acromios</i> var.	2,16
<i>Trichoribates trimaculatus</i>	12,43
<i>Sphaerozetes</i> sp.	8,10
<i>Humero Bates rostralamellatus</i>	25,95
<i>Mycobates parmelliae</i>	21,60
<i>Chamobates</i> cf. <i>tricuspidatus</i>	5,40
<i>Domotorina plantivaga</i>	8,65
<i>Oribatula exsudans</i>	12,43
<i>Oribatula parisi</i>	3,24
<i>Zygoribatula exilis</i>	15,13
<i>Phauloppia lucorum</i>	18,91
<i>Phauloppia saxicola</i>	2,16
<i>Lepidozetes singularis</i>	9,19
<i>Pirnodus detectidens</i>	21,60

Aucune espèce ne se trouve donc dans plus de 30 % des prélèvements effectués. Il est bon de signaler que tous ces prélèvements ont été faits au hasard sans idée préconçue. Les espèces les plus fréquentes, sont, par ordre décroissant :

Cymbaeremaeus cymba
Humero Bates rostralamellatus
Mycobates parmelliae
Pirnodus detectidens

qui se rencontrent dans plus de 20 % des prélèvements.

Puis nous trouvons :

Phauloppia lucorum
Liodes theleproctus
Zygoribatula exilis
Caleremaeus monilipes
Scutovertex sp. A
Trichoribates trimaculatus
Oribatula exsudans
Camisia horrida
Ommatocephus ocellatus
Tectocephus sarekensis

qui sont présents dans 10 à 20 % des prélèvements. Toutes les autres espèces se trouvent dans moins de 10 % des prélèvements, et la seule lecture de ces coefficients de fréquence nous montre l'hétérogénéité des prélèvements et la présence de plusieurs peuplements.

b) *Abondance*

L'abondance de chaque espèce dans les prélèvements où elle est présente est aussi un facteur appréciable.

L'espèce la plus abondante à la forêt de la Massane est *Oppia ornata*. Elle a été récoltée neuf fois. Une récolte dans une Mousse sur un tronc d'arbre ne consistait qu'en un seul individu, et était accidentelle. Par contre, les huit autres récoltes ont toutes été très riches, la plupart supérieures à 100 exemplaires et jamais inférieures à 35. Il s'agit donc, à la lecture de ces deux seuls facteurs, l'abondance et la fréquence, d'une espèce localisée, mais abondante quand on la récolte dans son biotope.

Zygoribatula exilis est aussi une espèce abondante que l'on rencontre en grand nombre. 50 % des prélèvements contiennent plus de 35 exemplaires. Nous trouvons ensuite 18 espèces seulement dont 25 % des récoltes sont supérieures à dix exemplaires. Ce sont :

Trimalaconothrus saxosus
Platylodes scaliger
Ommatocephus ocellatus
Eremaeus hepaticus
Eremaeus sp.
Caleremaeus monilipes
Carabodes minusculus
Tectocephus sarekensis
Scutovertex sp. A
Provertex delamarei
Parachipteria petiti
Sphaerozetes sp.
Humerobates rostromellatus
Mycobates parmeliae
Chamobates cf. *tricuspidatus*
Chamobates cf. *voigtsi*
Oribatula exsudans
Oribatula parisi

Toutes les autres espèces sont peu abondantes, mais nous devons faire, pour certaines d'entre elles, une réserve aux résultats obtenus par les chiffres.

Des espèces comme *Dometorina plantivaga* ou *Pirnodus detetidens* qui ont une biologie particulière, sont en fait très abondantes dans les milieux très précis où elles vivent. Mais ces espèces ne sont recueillies en abondance que par des méthodes directes et surtout par triage à la loupe binoculaire. La plupart du temps, nous avons seulement constaté la présence, sans essayer de récolter dans l'échantillon analysé la totalité de la faune.

Ces espèces sont toujours très abondantes dans leur biotope de prédilection. Par contre on pourra trouver, dans d'autres milieux, des animaux isolés qui s'y trouvent le plus souvent par accident.

La même remarque est valable pour trois espèces qui sont présentes dans le tableau, mais qui sont en fait très abondantes dans leur milieu préféré. Ce sont *Ommatocephus ocellatus*, *Mycobates parmeliae* et *Humerobates rostromellatus*. La faiblesse du taux d'abondance est due pour les deux premières, comme pour *D. planitivaga* et *P. detectidens*, ainsi que nous le verrons plus loin (p. 212), à une particularité de la biologie, particularité beaucoup moins stricte que pour les deux espèces précédentes, puisqu'elles figurent quand même dans la liste des espèces assez abondantes, mais qui fausse tout de même leur taux normal d'abondance. *Humerobates rostromellatus* au contraire est une espèce erratique qui se trouve partout. Il suffit de signaler que sur 72 récoltes à la Massane, cette espèce a été trouvée 23 fois à terre, alors qu'elle est typiquement saxico-arboricole. D'une part, elle se déplace rapidement et volontiers et d'autre part elle tombe facilement de la branche ou du tronc où elle déambule. Présente partout, mais en nombre réduit dans de nombreux biotopes, elle devient très abondante dans son habitat réel où elle pond et se développe.

Cymbaeremaeus cymba, l'espèce la plus fréquente, est absente de la liste des espèces abondantes. On en rencontre souvent, mais presque toujours en petit nombre, du moins à la forêt de la Massane où il est rare de trouver dans un prélèvement moyen plus de dix exemplaires adultes et immatures réunis.

Si nous combinons les résultats obtenus par l'étude de la fréquence et de l'abondance des espèces, nous pouvons classer les espèces les plus importantes en deux groupes eux-mêmes divisés, tout comme a pu le faire CASSAGNAU (1960, p. 104) pour les Collembolés des Hautes-Pyrénées.

1° *Espèces abondantes* : ce sont celles dont nous avons parlé et qui sont représentées dans 25 % au moins des prélèvements par un nombre supérieur à 10. Suivant leur coefficient de fréquence, ces espèces sont classées en :

a) *Espèces expansives* : leur coefficient de fréquence est supérieur à 10. Ce sont : *Ommatocephus ocellatus*, *Eremaeus hepaticus*, *Eremaeus* sp., *Caleremaeus monilipes*, *Tectocephus sarekensis*, *Scutovertex* sp. A, *Humerobates rostromellatus*, *Mycobates parmeliae*, *Oribatula exsudans*, *Zygoribatula exilis*, *Pirnodus detectidens*.

b) *Espèces localisées* : le coefficient de fréquence est compris entre cinq et dix. Nous pouvons citer : *Platyliodes scaliger*, *Provertex delamarei*, *Parachipteria petiti*, *Sphaerozetes* sp., *Domotrina plantivaga*, *Chamobates* cf. *tricuspidatus*.

c) *Espèces très localisées* : le coefficient de fréquence est inférieur à 5. Nous avons dans cette catégorie : *Trimalaconothrus saxosus*, *Carabodes minusculus*, *Oppia ornata* et *Oribatula parisi*.

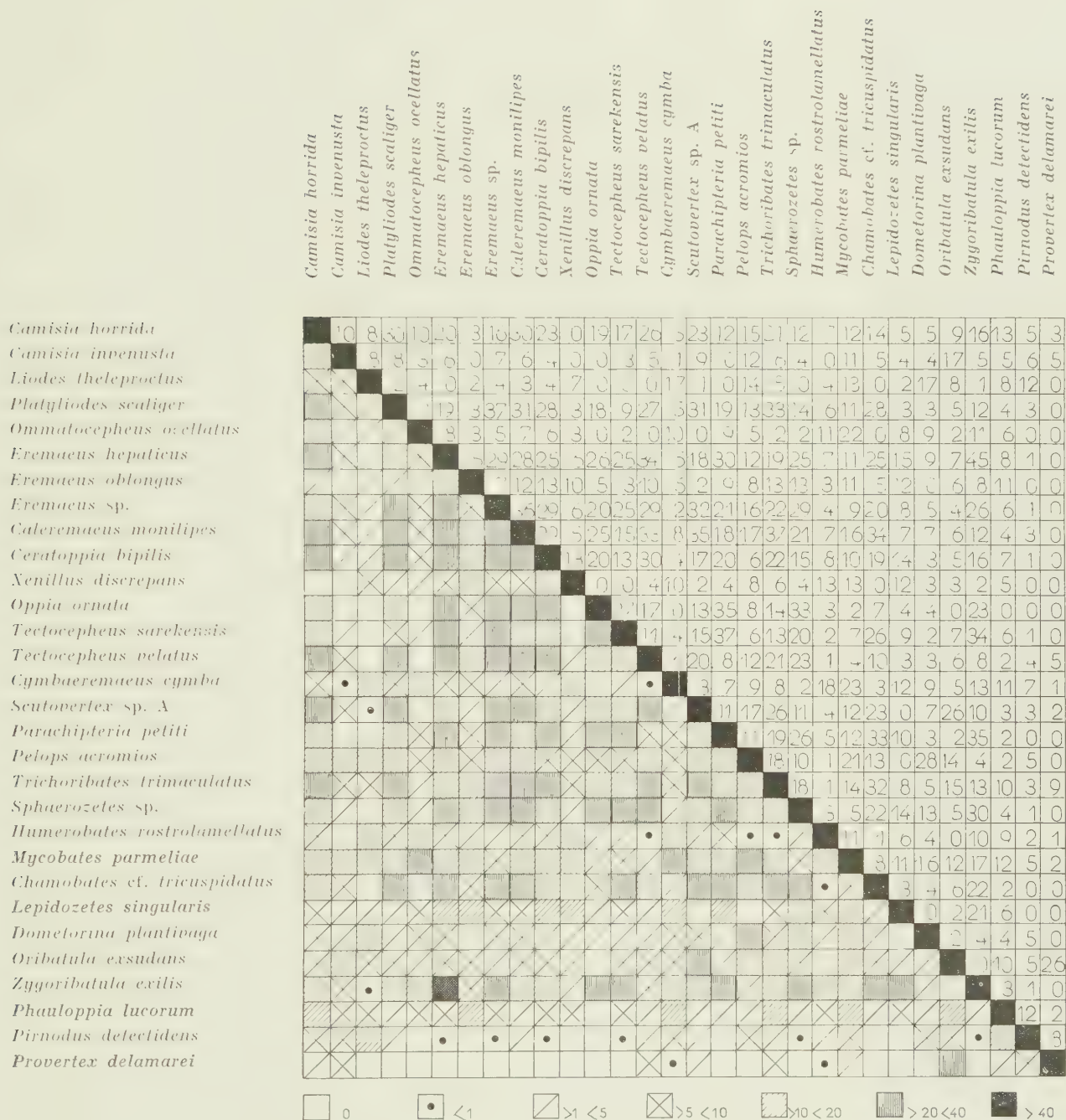


FIGURE 25. — Tableau d'affinité cénétique des espèces deux à deux. En haut et à droite, les coefficients chiffrés, en bas et à gauche leur représentation schématique (voir texte p. 114).
Pirnodus detectidens

2° Espèces peu abondantes :

a) Espèces diffuses : le coefficient de fréquence est supérieur à 10. Les principales sont : *Camisia horrida*, *Liodes theleproctus*, *Cymbaeremacrus cymba*, *Phauloppia lucorum*.

b) Espèces dispersées : Le coefficient de fréquence est compris entre 5 et 10. *Eremacrus oblongus*, *Ceratoppia bipilis*, *Xenillus discrepans*, *Pelops acromios*, *Chamobates* cf. *tricuspidatus*, *Tectocephus velatus* et *Lepidozetes singularis*.

c) Espèces peu communes : coefficient de fréquence inférieur à 5. Ce sont toutes les autres espèces saxicoles et arboricoles. Nous pouvons citer : *Camisia invenusta*, *Camisia segnis*, *Trhypochthonius tectorum*, *Niphocephus nivalis delamarei*, *Carabodes labyrinthicus*, *Scapheremacrus* cf. *patella*, *Pseudachipteria magna*.

c) Coefficient d'affinité cénotique :

Le coefficient d'affinité cénotique, dont nous avons souligné par ailleurs (p. 22) l'imperfection, est malgré tout très utile, car il permet de saisir les groupements d'espèces affines. Nous rappelons qu'il est obtenu ainsi :

$$C = \frac{Pab \times 100}{Pa + Pb - Pab}$$

où Pab = le nombre de prélèvements où les espèces a et b sont ensemble. Pa est le nombre total de prélèvements avec l'espèce a et Pb le nombre total de prélèvements avec l'espèce b .

La figure 25 indique le coefficient d'affinité cénotique de 29 espèces parmi les plus importantes dans la biocénose saxico-arboricole.

Les espèces très localisées ou les espèces peu communes ont été écartées de ce tableau à l'exception d'*Oppia ornata* pour les premières et de *Camisia invenusta* pour les secondes. Nous constatons tout d'abord la grande homogénéité d'ensemble qui apparaît à la lecture de ces coefficients. Sur 435 coefficients, 157 seulement sont inférieurs à 10, et 54 égaux à 0. Les proportions obtenues par P. CASSAGNAU pour les Collembolles du sol sont pratiquement inversées. Sur 1 162 coefficients, 839 sont inférieurs à 10, soit un pourcentage de 72,2 % contre 36 % pour nous. Son travail, il est vrai, porte sur une zone plus vaste et beaucoup plus variée que la nôtre. Dans ce chapitre nous nous limitons en effet à la forêt de la Massane et à ses environs.

Mais si nous obtenons un nombre aussi bas de coefficients d'affinités cénotiques faibles, ce n'est pas uniquement parce que notre zone de prospection est peu étendue. Nous verrons en fait que des peuplements bien distincts existent à la Massane sur les rochers et sur les arbres; s'ils n'apparaissent pas à la lecture du tableau, c'est que la technique utilisée ne convient pas aux milieux étudiés. Nous avons déjà insisté sur le fait que ce coefficient ne

lient pas compte de l'abondance des espèces, et nous avons dit que les exemplaires isolés se trouvent souvent dans les prélèvements. Ces exemplaires isolés ont la même valeur, dans l'établissement du coefficient d'affinité cénotique, qu'une population formée d'un grand nombre d'individus. Or, dans les milieux saxico-arboricoles, des biotopes très différents sont souvent voisins. Par exemple, il n'y a rien d'étonnant à ce que des Mousses sur un rocher horizontal situé sous une branche de Chêne ou de Hêtre abritent un ou deux exemplaires d'animaux provenant des branches de l'arbre. La présence de ces exemplaires sera accidentelle, l'animal ne s'y trouvant que parce que le vent ou une autre cause l'aura précipité sur le rocher où il se sera mis à l'abri dans la mousse.

Une autre cause d'erreur ou de confusion est produite par le mélange, dans un même prélèvement de deux habitats distincts. Il est possible par exemple qu'en brossant un Lichen crustacé sur un rocher, on puisse aussi arracher quelques morceaux d'une petite Mousse, ou prendre un Oribate tapi dans une crevasse du rocher.

Ces quelques exemples nous montrent qu'il ne faut pas avoir une confiance aveugle dans les résultats fournis par les coefficients.

Pour cette raison, nous avons été amené à faire un tableau de coefficients d'affinité cénotique basés sur les mêmes principes, mais d'où ont été éliminées les récoltes inférieures à cinq exemplaires. Nous estimons en effet que des espèces ne peuvent être réellement affines que lorsque elles cohabitent en assez grand nombre. Nous n'avons donc pu tenir compte des espèces peu abondantes. Nous ne prétendons pas donner ainsi une idée réelle de la répartition des espèces, mais seulement mettre en évidence les espèces caractéristiques d'un milieu donné. Dans le tableau de la figure 26 qui groupe 21 espèces, ne sont donc réunies que les espèces abondantes.

Nous n'avons tenu compte pour calculer Pa et Pb que des prélèvements où avait été trouvé un nombre d'individus égal ou supérieur à cinq. De même, Pab n'a été calculé que pour les prélèvements dans lesquels a et b ont tous deux été récoltés au moins avec cinq exemplaires. Le tableau ainsi obtenu se présente très différemment du tableau précédent. Dans le premier en effet, nous avons été obligé de classer les espèces, non pas d'après leurs affinités réciproques, mais d'une manière quelconque. Nous avons choisi pour cela, la classification naturelle, mais nous aurions pu, tout aussi bien, classer les espèces par ordre alphabétique; le résultat aurait été aussi confus. Nous aurions pu, peut-être, obtenir un résultat plus satisfaisant pour l'œil, mais nous aurions dû pour cela faire appel à une machine électronique. Pour le deuxième tableau, au contraire, il a été facile de réunir les espèces par affinités, parce que ces affinités apparaissent de la manière la plus évidente. En fait, la seule lecture de ce tableau nous permet de constater la présence de deux types de peuplements nettement tranchés. Au milieu du tableau ont été groupés des peuplements complexes formés d'un certain nombre d'espèces. Ces peuplements complexes sont nettement séparés d'un autre type de peuplements où les espèces

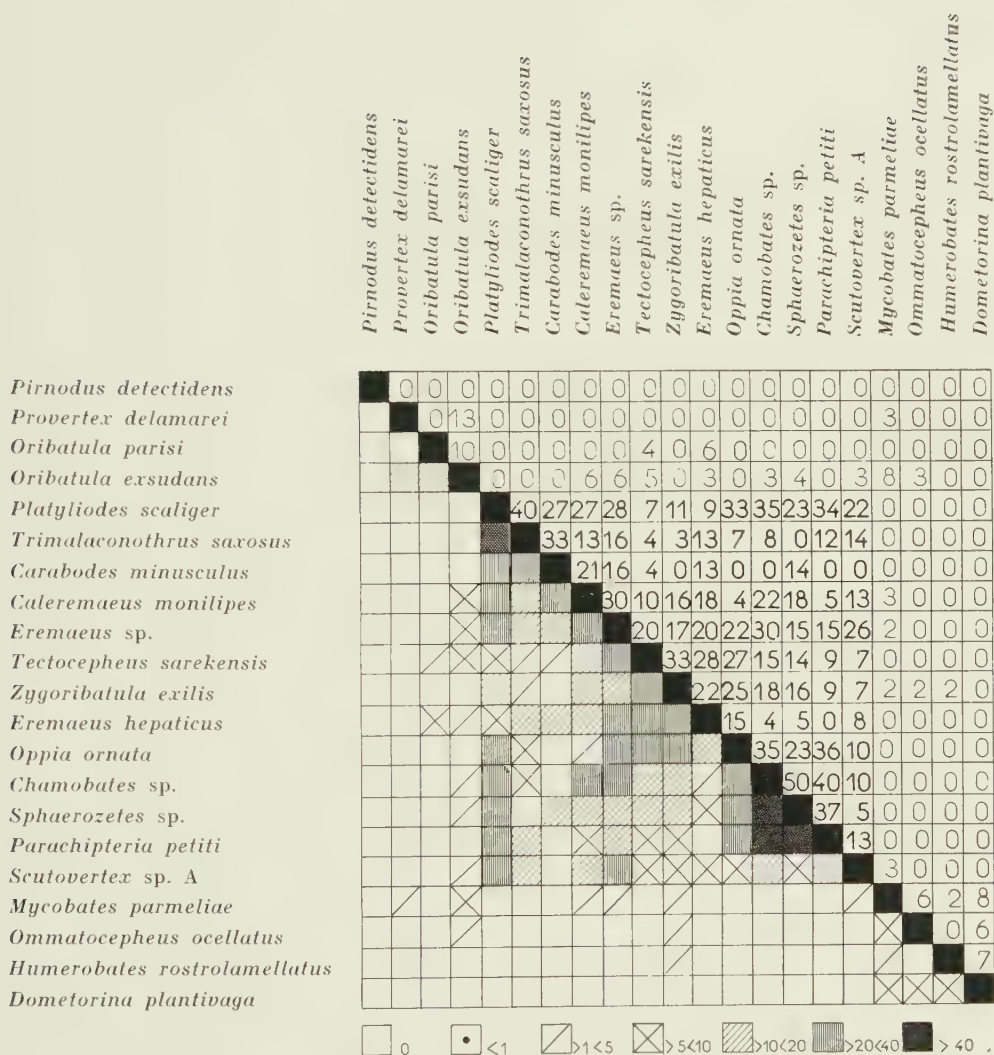


FIGURE 26. — Tableau d'affinité énotique des espèces abondantes deux à deux (voir texte p. 115).

ont très peu d'affinités entre elles. Il s'agit là de peuplements simples, souvent constitués par une seule espèce (peuplement monospécifique) ou tout au plus, par deux espèces (peuplement bispécifique). La seule lecture du tableau permet de se rendre compte de la répartition des espèces caractéristiques. Nous avons groupé, en haut du tableau, les peuplements mono ou bispécifiques de rochers,

et en bas du tableau, les peuplements mono ou bispécifiques arboricoles ou corticicoles.

Les caractéristiques écologiques générales des Oribates saxico-arboricoles de la Massane, ayant été ainsi définies par les notions de fréquence, d'abondance et de coefficients d'affinités écnotiques, nous allons pouvoir maintenant étudier d'une manière plus approfondie les différents peuplements.

B. LES DIFFÉRENTS PEUPELEMENTS SAXICO-ARBORICOLES DE LA RÉGION DE LA MASSANE

Nous venons de voir que les divers habitats saxicoles et arboricoles sont peuplés, soit d'un petit nombre d'espèces ou même d'une seule espèce d'Oribate, soit d'un nombre plus important d'espèces constituant des groupements. Ces groupements doivent être considérés non pas comme de véritables *biocénoses*, mais comme des *cohortes*. Le terme de cohorte a été créé par P. de PEYERIMHOFF, mais son sens a été récemment modifié par F. PIERRE (1958, p. 257). Cet auteur appelle ainsi des groupements « où des éléments indépendants les uns des autres se trouvent simplement rassemblés par le fait que leurs réactions vis-à-vis du milieu sont analogues ». Nous ne pensons pas que, dans un groupe zoologique comme les Oribates ou les Collemboles, il puisse y avoir interaction entre les espèces. Ces animaux sont tous des saprophages, des mycétophages ou des microphytophages. Nous ne croyons pas également que les espèces puissent entrer en compétition pour des raisons de nourriture. Les réserves de nourriture sont toujours abondantes. Il serait donc faux, du moins quand on limite le sujet à un seul groupe zoologique, de parler de biocénose. Si nous tenions compte, dans notre travail, des prédateurs tels que les Coléoptères ou certains Acariens *Prostigmata* et *Mesostigmata*, nos peuplements pourraient alors être appelés des biocénoses. Dans le cas des peuplements simples, nous ne pouvons même pas parler de cohortes, parce qu'il ne s'agit, le plus souvent, que d'une seule espèce caractéristique. Nous employons donc le terme peu compromettant de peuplement.

Nous avons déjà dit (p. 62), que les lichénologues définissent la résistance des divers Lichens vis-à-vis de la sécheresse ou de l'humidité par les notions d'énantioxérie et d'énantiohygie. Il nous semble intéressant d'utiliser ces notions pour des animaux qui vivent dans des épilithes ou des épiphytes. Mais ces deux termes ne sont pas très heureux, et nous préférons les remplacer par ceux, plus justes, d'*anecto-xérie* et d'*anecto-hygie* ⁽¹⁾. A ces notions qui permettent de situer la *résistance* ou le *besoin* des espèces vis-à-vis

(1) *Enantio*, du grec *εναντίος* qui signifie « contrairement à », exprime l'idée d'opposition qui ne convient pas dans ce cas particulier. Cette racine est utilisée en Acarologie dans un sens beaucoup plus précis qu'il vaut mieux ne pas altérer. Des *énantiophyses* sont par exemple des *apophyses* qui s'opposent de part et d'autre d'un sillon. *Anecto*, du grec *ανεχτικός* « qui est capable de supporter » exprime une idée plus juste. Les termes *énantioxérie* et *énantiohygie* ayant été peu employés jusqu'à présent, ce changement n'apporte pas de complications.

de la sécheresse ou de l'humidité, nous ajoutons celles d'*anectocrymie* ⁽¹⁾ et d'*anectothermie* qui situent la résistance ou le besoin des espèces vis-à-vis des basses températures et des hautes températures. L'utilisation de ces quatre termes auxquels on peut ajouter celui d'*anectohygrie* qui indique la résistance à l'immersion pour des espèces terrestres, permet une définition souple et pratique des exigences écologiques. Ces termes sont, en particulier, plus précis que ceux d'*eurythermie* ou d'*euryhygrie* qui indiquent seulement la possibilité de supporter de *grands écarts* de températures ou d'humidité. Accompagnés des adjectifs « faible », « moyen » ou « fort », ces termes nous permettront de bien définir les réactions des espèces vis-à-vis des principaux facteurs climatiques : température, degré hygrométrique et précipitations. Par exemple, *une espèce sera fortement anectocryme si elle supporte des températures très basses sans entrer en vraie diapause, fortement anectotherme si elle supporte des températures élevées, fortement anectoixère si elle supporte une atmosphère très sèche, etc...*

Toutes les espèces saxico-arboricoles sont anectocrymes à un degré plus ou moins grand qui sera responsable de la répartition en altitude de ces espèces, mais, de toutes façons, dans une région donnée, la faune saxico-arboricole sera beaucoup plus anectocryme que la faune du sol.

Les Oribates ont des espèces qui sont parmi les animaux les plus anectocrymes (p. 205) et les plus anectothermes (p. 216).

1. LES PEUPELEMENTS SIMPLES

Ces peuplements sont, comme nous l'avons dit, extrêmement réduits du point de vue qualitatif. Ce seront presque toujours les habitats les plus ingrats qui nous montreront de tels peuplements.

A la forêt de la Massane et dans ses environs, il n'y a pas à proprement parler d'espèces peuplant les rochers nus, comme il en existe dans les environs de Banyuls-sur-Mer ou en haute montagne. Nous n'avons pas trouvé de *Saxicolestes* adultes. Nous avons, par contre, récolté quelques immatures de ce genre dont une espèce, *S. pollinivorus*, est très commune sur les rochers nus dans toutes les Albères jusqu'à 300 ou 400 m d'altitude. La présence de ces immatures semblerait indiquer que l'espèce (ou une autre voisine) essaie de vivre sur les rochers nus dans les environs de la Massane. Peut-être s'agit-il d'essais avortés, entrepris par les immatures. Nous ne pouvons pour l'instant nous prononcer sur ce point.

a) *Le peuplement des Lichens crustacés saxicoles*

Le premier peuplement vraiment caractéristique dans la région de la Massane est celui constitué par *Pirnodus detectidens* Grand-

(1) Du grec *χρυσός* « froid », *crymos* a été préféré à *cryos* pour des raisons de phonétique. Les deux mots peuvent être utilisés bien que le second soit d'un emploi plus courant.

jean, qui habite d'une manière exclusive les Lichens crustacés couvrant les parois rocheuses siliceuses dans de nombreux endroits (fig. 32). *P. detectidens* est une espèce inféodée aux Lichens de type *Pertusaria* et surtout à *Pertusaria rupicola* qui est une espèce très commune à la Massane (TRAVÉ, 1958, p. 454). Ce Lichen se rencontre aussi bien sur les surfaces rocheuses ensoleillées que sur les surfaces des rochers ombragés dans la forêt. Quelles que soient les conditions de son exposition, il est miné par *P. detectidens*. D'autres Lichens crustacés le sont aussi, mais beaucoup moins. *Pertusaria monogona*, espèce tout à fait typique à la Massane (CLAUZADE et RONDON, 1960), est beaucoup moins habitée par cet Oribate. Dans *Pertusaria rupicola*, le taux d'infestation (le terme n'est pas trop fort) est très élevé, et il suffit d'enlever la couche superficielle des pustules du Lichen pour rencontrer à l'intérieur *P. detectidens* à toutes les stases, et en pleine activité (fig. 30, A). Nous parlerons dans un autre chapitre des caractéristiques biologiques de cet animal. Du point de vue écologique, nous pouvons dire que sa présence dans le Lichen est due, avant tout, au fait qu'il se nourrit du tissu même du Lichen. Cette espèce est typiquement lichénophage. De plus, les conditions microclimatiques dans les *Pertusaria rupicola* sont très rudes, et les animaux qui vivent dans ces loges sont soumis à de très fortes températures (entre 50 et 60° l'été), et des températures très basses l'hiver. Les variations hygrométriques sont probablement moins fortes dans les cellules, mais elles existent sûrement. *P. detectidens* est une espèce à fortes anectoxérie, anectohygie, anectocrymie et anectothermie, c'est-à-dire supportant à la fois des hygrométries très basses et des imbibitions prolongées (ce qui est souvent le cas dans ces milieux), des températures élevées et des températures basses. CASSAGNAT appelle (1961, p. 171), ces espèces des *espèces résistantes*, en bannissant le terme de « xérophile » qui est employé généralement pour indiquer ce caractère. Les vrais xérophiles sont en fait très rares. D'une manière générale *P. detectidens* est la seule espèce vraiment abondante.

Elle est accompagnée quelquefois d'individus isolés d'autres espèces (fig. 27) peuplant des milieux voisins et appartenant surtout aux espèces *vadrouilleuses*. Telles sont, par exemple, *Cymbaeremaeus cymba*, *Liodes theleproctus* et *Phanloppia lucorum*, espèces parmi les plus communes à la Massane, mais qu'on ne trouve pas souvent en très grand nombre. Les autres espèces que l'on peut trouver, *Trichoribates trimaculatus*, *Humerobates rostromacellatus*, *Oribatula parisi*, etc... sont accidentelles. De toutes façons ces espèces ne se trouvent jamais dans le Lichen lui-même, mais dans les crevasses, les interstices qui peuvent se produire dans la croûte du Lichen. En dehors des Oribates, on trouve sur ces Lichens crustacés très peu de faune. Il y a toutefois de très petits Acariens qui courent rapidement sur la surface du Lichen. Ces Acariens sont des *Tydeidae* et des *Nanorchestidae*. Se rencontrent souvent aussi, des Psoques, et surtout *Reuterella helvimaculata* qui, lui, se nourrit du Lichen et creuse des tranchées bien protégées par sa toile. Sont également fréquentes les pontes de *Psychidae* comme les *Cochliothea* dont les fourreaux héliciformes de l'adulte contiennent une dizaine de larves.

	ABa	BBa	BFb	CBa	DBa	DFa	GRA2	GRA8	BRA3	BRA5
<i>Pirnodus detectidens</i>	■	■	■	■	■	■	■	●●	■	■
<i>Liodes theleproctus</i>	●		●	●	●					
<i>Cymbaeremaeus cymba</i>		●	●	●		●				
<i>Phauloppia lucorum</i>		●	●	●	■					
<i>Oribatula tibialis</i>				●						
<i>Trichoribates trimaculatus</i>					●					
<i>Humero Bates rostrilamellatus</i>						●				
<i>Oribatula parisi</i>							●			

FIGURE 27 (1). — Relevés typiques relatifs au peuplement à *Pirnodus detectidens*.

Ce peuplement caractéristique de *P. detectidens* se trouve exclusivement sur les rochers. Les *Pertusaria* corticicoles sont très nombreux dans la hêtraie de la Massane, mais nous n'avons jamais trouvé un seul *Pirnodus* dans les Lichens de troncs d'arbres. Les Lichens crustacés sur schistes sont également moins fréquentés que les Lichens sur gneiss, granulites ou pegmatites. On y rencontre toutefois quelques *Pirnodus*.

b) Le peuplement des Lichens crustacés arboricoles

Les Lichens crustacés arboricoles constituent l'habitat préféré d'un autre Oribate appartenant à une famille voisine, *Dometorina plantivaga* Berlese. L'éthologie de cette espèce a fait l'objet d'un travail de GRANDJEAN (1951, p. 224). Elle ressemble beaucoup à celle de *P. detectidens*. L'animal se nourrit de Lichens crustacés, et il creuse des logettes. *Dometorina plantivaga* habite principalement sur les rameaux de Chêne et d'Érable, que l'on rencontre à la lisière de la forêt. On le trouve aussi, mais alors les populations sont moins florissantes, dans les Lichens crustacés qui couvrent les troncs de ces mêmes arbres, ou dans ceux des Hêtres de la forêt proprement dite. Sur les rameaux d'Érable et de Chêne pubescent, les peuplements sont très denses. La figure 30, C montre en coupe un habitat caractéristique de *D. plantivaga*. Les Lichens crustacés qui composent cet habitat appartiennent à plusieurs espèces. Sur cette petite branche, nous avons *Caloplaca ferruginea* (Huds.) Th. Fr., *Candelariella xanthostigma* (Pers.) Lettau, *Lecidea olivacea* (Hoffm.) Mass. f. *elaeochroma* (Ach.), *Lecanora subfusca* (L.) Ach. et *Lecanora chlarotera* Nyl. Des Lichens fruticuleux comme *Rama-*

(1) L'abondance de chaque espèce est représentée symboliquement (voir p. 21). Les notations se rapportent aux prélèvements dont la liste est donnée dans l'annexe II.



FIGURE 28. — Forêt de la Massane. En haut, Hêtres près de la rivière et du refuge; habitat d'*Humero Bates rostrilamellatus*. En bas, amas rocheux du col de la Place d'armes; habitat d'*Oribatula exsudans*.

lina fastigiata (Lilj.) Ach. ou foliacés (*Physcia leptalea* (Ach.) DC. complètent bien souvent cet habitat. Les adultes de *D. plantivaga* se rencontrent souvent, d'ailleurs, entre les Lichens crustacés et les Lichens foliacés et même souvent à la base des Lichens fruticuleux. Les troncs de Hêtres dans l'intérieur de la forêt forment, lorsqu'ils sont recouverts de Lichens crustacés comme *Pertusaria pertusa* (L.) Tuck. ou *P. Wulfenii* DC., un habitat également favorable à *D. plantivaga*, mais les populations sont moins nombreuses. Il en est de même des troncs de Houx recouverts de *Pertusaria globulifera* (Turn.) Mass. et *Phlyctis argena* (Ach.) Fw. Les peuplements de Houx sont assez particuliers à cause de leur densité qui rend leur environnement très sombre.

Comme pour *P. detectidens*, le caractère déterminant pour la présence ou l'absence de ce peuplement est le Lichen lui-même qui joue à la fois le rôle d'abri et de nourriture. Comme nous le verrons par ailleurs, la biologie de ces deux espèces est très voisine. Nous avons rencontré souvent *D. plantivaga* sur des rochers, mais toujours ces récoltes ont consisté en exemplaires isolés, sauf pour une récolte faite en sous-bois. Cette espèce paraît donc moins stricte au point de vue substrat que *P. detectidens*; toutefois, les captures sur rocher paraissent rares et limitées aux rochers en sous-bois où *D. plantivaga* cède le pas à *P. detectidens* de toutes façons. En lisière, cette espèce est absolument absente des rochers, et ne se trouve alors que sur les troncs d'arbre et surtout les rameaux. Nous pensons pouvoir expliquer très facilement ce phénomène: *D. plantivaga* est une espèce moins anectoxère que *P. detectidens*. Elle trouve sur les troncs d'arbre et surtout sur les rameaux dont l'écorce est beaucoup plus mince, une humidité toujours élevée provenant de la transpiration (p. 65). Vis-à-vis de la température, elle est aussi résistante que *P. detectidens*. La vicariance des deux espèces n'en est pas moins parfaite, et nous ne les avons jamais rencontrées ensemble dans un même Lichen crustacé.

Les principales espèces qu'on peut rencontrer avec *D. plantivaga* sont *Mycobates parmeliae* et *Humerobates rostrolamellatus*. Nous verrons que ces deux espèces sont également caractéristiques de certains habitats. Ces habitats voisinent, ou même se superposent, avec celui de *D. plantivaga*. Il est donc tout à fait normal de les trouver souvent ensemble. *Camisia horrida*, *Liodes theleproctus*, *Ommatocephus ocellatus*, *Pelops acromios*, *Cymbaerema cymba* et *Micreremus brevipes* sont toutes des espèces arboricoles dont il est normal de trouver des exemplaires isolés avec *D. plantivaga* (fig. 29). *Ommatocephus ocellatus* se rencontre aussi en grand nombre avec *D. plantivaga*, mais alors que ce dernier se trouve le plus souvent à l'intérieur du Lichen, *O. ocellatus* est une espèce de surface. Cet exemple nous montre encore une fois que les phénomènes écologiques ne peuvent pas être compris si l'on se borne à faire des prélèvements aveugles. Avec *D. plantivaga* et les Oribates qui l'accompagnent se rencontrent aussi d'autres Acariens. Pendant l'hiver les Tétranyques (surtout des *Bryobia*) hivernent au milieu des Lichens et sur les écorces, principalement sur les troncs d'arbres. A la Massane, les *Bryobia* qui vivent dans de telles conditions, n'entrent pas en diapause. Dans ces milieux, la température est suffisamment élevée tous les jours, du moins

les jours ensoleillés, pour permettre à ces animaux une activité hivernale. Nous avons même remarqué que la majorité des *Bryobia* court sur l'écorce ensoleillée et suit autour de l'arbre la progression du soleil. Les Collembolles sont également fréquents, surtout *Uzelia setifera* Absolon, *Anurophorus laricis* Nicolet, *Xenylla pyrenaica* Cassagnau et *Entomobrya nivalis* L.

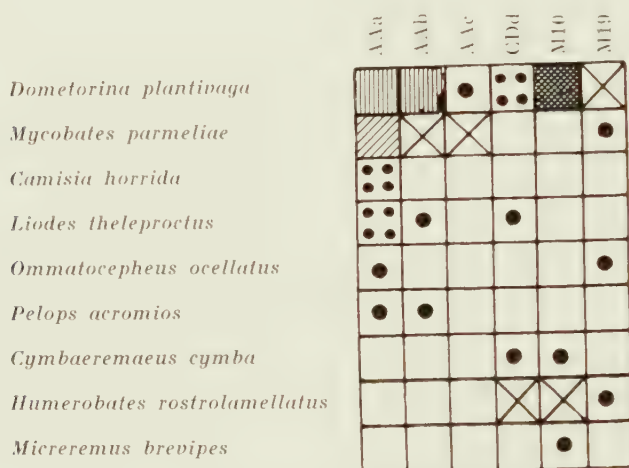


FIGURE 29. — Relevés typiques relatifs au peuplement à *Domotorina plantivaga*.

c) *Le peuplement des Lichens et Mousses peu développés dans les lieux exposés*

On rencontre fréquemment à la Massane (fig. 32) des amas rocheux dont les surfaces sont exposées au Sud sur des pentes peu prononcées, et dans des zones où les écoulements sont abondants après les pluies. Les Lichens qui composent cet habitat (fig. 30, B) sont surtout *Parmelia isidiotyla* Nyl., *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC., *Parmelia conspersa* (Ehrh.), *Parmelia scorteia* Ach., *P. conspersa* v. *verrucigera* (Nyl.) Boist. et *Anaptychia fusca* (Huds.) Vaim. ainsi que *Pertusaria rupicola*. Parmi les Mousses nous pouvons citer *Grimmia trichophylla* Grev.

Ce type d'habitat est caractérisé par l'Oribate *Provertex delamarei* Travé. Cette espèce est donc fortement anectoxère, anectocryme et anectotherme, mais surtout beaucoup plus anectohygre que *P. detectidens*. Elle peut être qualifiée d'espèce anectohydre, c'est-à-dire supportant l'imbibition. Elle supporte des degrés hygrométriques très bas, mais sa période d'activité maximale semble correspondre à l'imbibition totale du milieu. Cette imbibition, fréquente dans les suintements sur rochers siliceux, peut durer très longtemps pendant les périodes pluvieuses, et peut cesser très longtemps aussi pendant les périodes sèches. Les populations de *Provertex delamarei* sont soumises à des fluctuations importantes, et

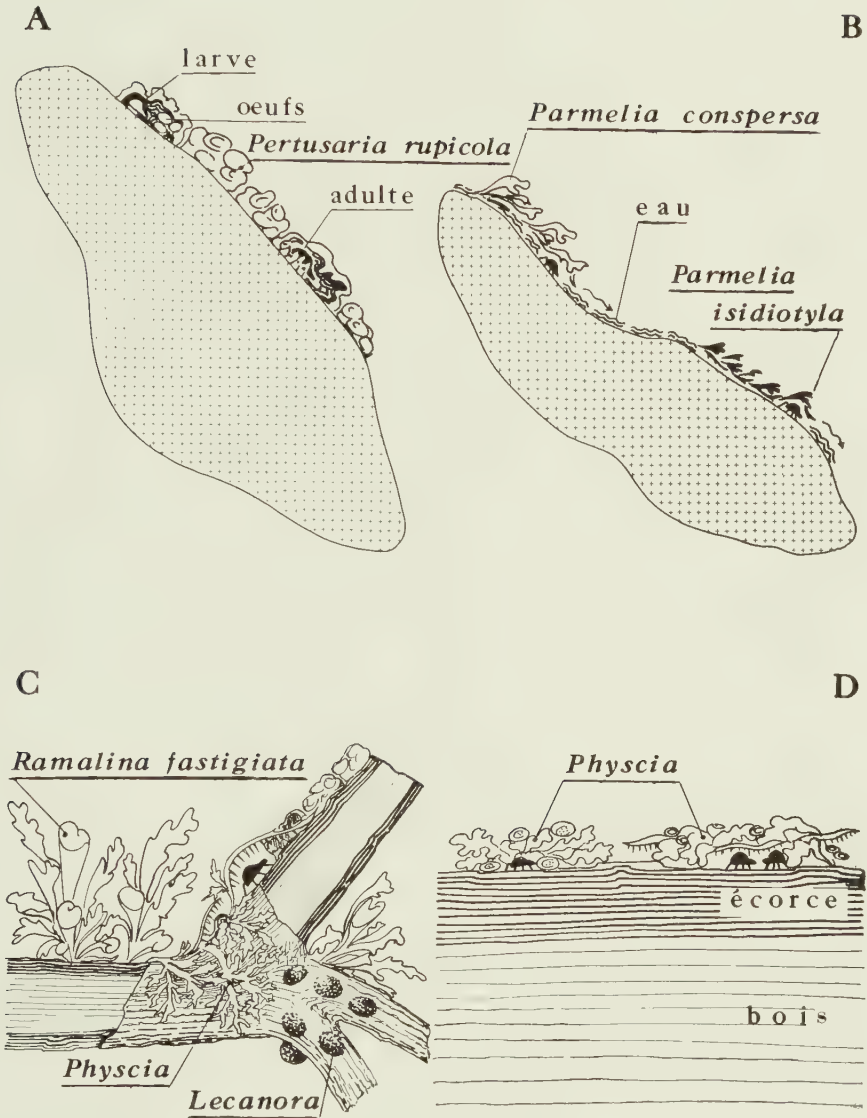


FIGURE 30. — Représentation schématique de quelques peuplements simples.
 A, *Pirnodus detectidens* sur rocher; B, *Provertex delamarei* sur rocher;
 C, *Dometorina plantivaga* sur branche de Chêne; D, *Mycobates parmeliæ*
 sur tronc d'arbre.

les espèces qui fréquenteront ces milieux seront différentes suivant les conditions du moment. *Provertex delamarei* sera accompagné bien souvent par *Oribatula exsudans* et quelques exemplaires de *Pirnodus detectidens*, ce qui ne doit pas nous étonner en présence de *Pertusaria rupicola*. Les autres espèces qui accompagnent accidentellement *Provertex delamarei* proviennent de biotopes voisins (voir fig. 31).

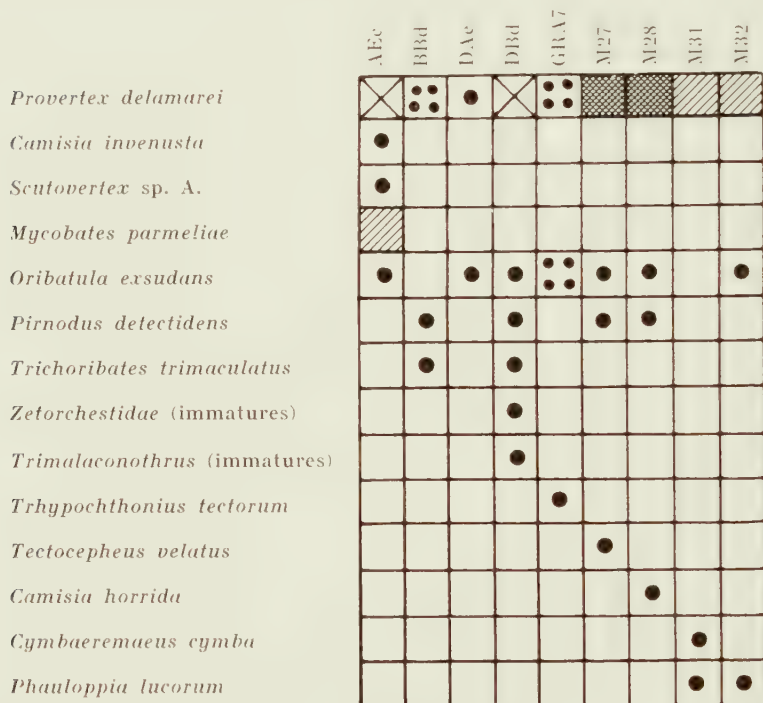


FIGURE 31. — Relevés typiques relatifs au peuplement à *Provertex delamarei*.

En dehors des Oribates, cet habitat est fréquenté par une faune très voisine de celle qui accompagne *P. detectidens* dans les Lichens crustacés. Nous retrouvons en particulier de petits Acariens *Prostigmata* (*Tydeidae*, *Nanorchestidae*), mais aussi quelques espèces de Collembolles comme *Xenylla brevicauda* Tullberg, *Uzelia setifera* Abs. ou même des Thysanoures.

d) *Le peuplement des Lichens et Mousses peu développés en sous-bois*

En sous-bois, dans les lieux ombragés, les conditions deviennent uniformes sur les troncs d'arbres et sur les rochers. De nombreux troncs d'arbre et beaucoup de rochers sont couverts de Mousses, d'Hépatiques ou de Lichens de faible épaisseur (fig. 28).

Ils correspondent encore aux habitats de la première catégorie tels que nous les avons définis dans un chapitre précédent (p. 54). Le type même de ces habitats est représenté par la Mousse *Frullania dilatata* (L.) Dum., très abondante sur les troncs de Hêtre ou de Chêne ainsi que sur les rochers granitiques exposés au Nord. Ces Hépatiques ainsi que des Lichens ou des Mousses qui constituent un habitat semblable sont peuplés par une espèce très caractéristique de ces milieux : *Humerobates rostromellatus* Grandjean. Pour ce milieu encore, nous n'avons qu'une seule espèce constante comme le montre la figure 33. Ces milieux, exposés au Nord, ne subissent pas de fortes variations de température et de degré hygrométrique, car ils ne sont pas soumis à l'insolation. La température y est voisine de la température ambiante et le degré hygrométrique toujours assez élevé. *Humerobates rostromellatus* est une espèce peu anectoxère, peu anectohygre et peu anectotherme. Par contre, comme toutes les espèces saxico-arboricoles, elle est fortement anectocryme.

Dans cet habitat se rencontrent aussi un certain nombre d'espèces qui proviennent de milieux voisins comme *Ommatocephus ocellatus*, *Zygoribatula exilis* et *Mycobates parmeliae*. *Cymbaeremaeus cymba* s'y rencontre souvent, mais généralement en petit nombre, ce qui est presque toujours le cas pour cette espèce qu'on trouve un peu dans tous les milieux saxicoles et arboricoles dans la forêt de la Massane. *Liodes theleproctus*, *Lepidozetes singularis* et *Xenillus discrepans* accompagnent souvent *H. rostromellatus*, surtout quand il s'agit de récoltes arboricoles.

En dehors des Oribates, la faune est plus riche que dans les peuplements précédents. Les *Prostigmata* sont plus nombreux et variés. Parmi les Collemboles, ce sont toujours les genres *Xenylla*, *Anurophorus* (*A. laricis*) et *Entomobrya* que l'on récolte. Dans les Hépatiques, le Curculionide *Orchestes fagi* est un élément constant de ce peuplement.

e) *Le peuplement des Lichens et Mousses sur substrat vertical humidifiable*

Il s'agit d'un peuplement assez proche du précédent, mais qui s'en distingue surtout par le fait que l'habitat subit une humidification en période de pluie. Cet habitat est constitué aussi de Mousses, d'Hépatiques ou de Lichens de la première catégorie exposés au Nord, ou tout au moins à l'abri de l'insolation. La seule différence est qu'ils reçoivent et conservent pendant assez longtemps l'eau provenant des précipitations. Cette seule caractéristique fait disparaître *H. rostromellatus* qui est remplacé par une espèce spécialement adaptée à ce milieu, *Ommatocephus ocellatus*. Cette espèce, comme nous le verrons par ailleurs, n'est active qu'en période d'humidification totale du milieu dans laquelle elle vit. Lorsque les conditions qui lui sont favorables sont réalisées, elle se développe quel que soit le substrat (rocher ou tronc d'arbre) avec toutefois une préférence plus marquée pour les troncs d'arbres. L'habitat est tantôt l'Hépatique *Frullania dilatata*, tantôt des Lichens crustacés comme *Pertusaria globulifera* et *Phlyctis argens*.



FIGURE 32. — Amas rocheux exposés au Sud, dans la forêt de la Massane. Au premier plan, habitat de *Provertex delamarei*; au deuxième plan, celui de *Pirnodus delectidens* (voir texte p. 119).

(que nous avons déjà signalés pour le peuplement de *Dometorina plantivaga* sur Houx), des Lichens fruticuleux (*Ramalina subfarinacea* Nyl.) ou des Lichens foliacés tels que *Parmelia saxatilis* (L.) Ach.

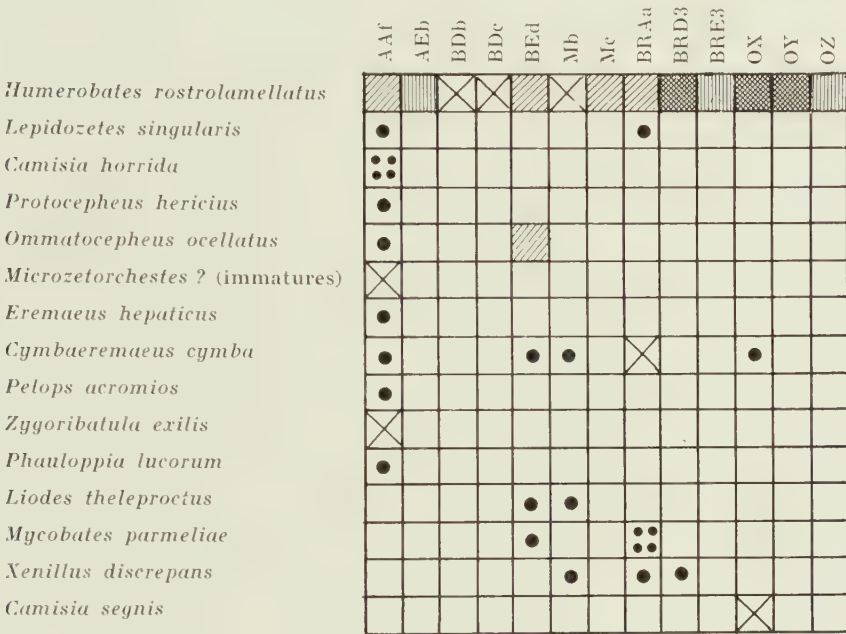


FIGURE 33. — Relevés typiques relatifs au peuplement à *Humerobates rostromellatus*.

Ommatocepheus ocellatus, caractéristique de ce peuplement, est donc une espèce peu anectoxère, peu anectotherme, mais fortement anectohygre et anectohydre, puisque non seulement elle accepte l'imbibition du milieu dans lequel elle vit, mais encore parce qu'elle en a besoin pour se nourrir et se développer.

Les espèces rencontrées avec *O. ocellatus* dans ces habitats, seront nombreuses et variées (fig. 34) mais ni par leur abondance ni par leur fréquence, elles ne peuvent être considérées comme des compagnes constantes de cette espèce. Sur rocher, nous trouvons *Oribatula exsudans*, *Carabodes labyrinthicus*, *Ceratoppia bipilis*; sur les troncs d'arbres, *Dometorina plantivaga* ou *Xenillus discrepans*. Sur rocher, comme sur arbre, nous relevons *Poroliodes farinosus*, *Cymbaeremaeus cymba*, *Humerobates rostromellatus*, *Zygoribatula exilis* ou *Mycobates parmeliae*. Dans ce type d'habitat, a aussi été récolté *Tricheremeus serratus*, espèce rare à la Massane. En dehors des Oribates, la microfaune n'est guère plus abondante que dans les peuplements précédents. On retrouve les mêmes petits *Prostigmata*, mais aussi des *Bdellidae* qui sont les premiers Acariens prédateurs que nous ayons à signaler. Les Collemboles sont toujours les mêmes, avec surtout *Xenylla brevicauda* et *Entomobrya nivalis*. Sur les arbres, on retrouve, mais moins abondamment que dans le peuplement précédent, *Orchestes fagi*.

	BEc	BFc	CCd	CCe	CEc	DEB	M42	M43
<i>Ommatocephus ocellatus</i>	■	×	×	×	■	■	■	■
<i>Tricheremaeus serratus</i>	×							
<i>Ceratoppia bipilis</i>	●	×						
<i>Carabodes labyrinthicus</i>	●				×	●●		
<i>Pelops acromios</i>	●				●			
<i>Vaghia simplex</i>	●							
<i>Camisia horridus</i>		●	●					
<i>Poroliodes farinosus</i>		×						●
<i>Cymbaeremaeus cymba</i>		●●		●	●			
<i>Parachipteria pyrenaica</i>		●						
<i>Humero Bates rostrilamellatus</i>		●	●	●				
<i>Mycobates parmeliae</i>		●	●	●	×	●		
<i>Zygoribatula exilis</i>		●	■					
<i>Phauloppia coineau</i>		●			●			
<i>Lepidozetes singularis</i>		●						
<i>Liodes theleproctus</i>			●					
<i>Phauloppia lucorum</i>				●				
<i>Oribatula exsudans</i>					●●			
<i>Domatorina plantivaga</i>						×		
<i>Xenillus discrepans</i>								●
<i>Eremaeus</i> sp.								●

FIGURE 34. — Relevés typiques relatifs au peuplement à *Ommatocephus ocellatus*.

f) Le peuplement des Lichens épais dans les endroits exposés

Les Lichens épais dans les endroits soumis à l'insolation ne sont, nous l'avons vu (p. 57), guère plus favorisés que les Lichens crustacés ou les maigres Lichens, vis-à-vis de la température. Ils constituent malgré tout un biotope plus accueillant, avec une nourriture plus abondante et des possibilités de vie supérieures; cet habitat est encore caractérisé par la présence d'une seule espèce constante, *Mycobates parmeliae*. Pour cette espèce également, le substrat n'a pas beaucoup d'importance. Les prélèvements les plus riches se font sur les troncs d'arbre en lisière de forêt (Chêne ou

Hêtre), sur les rochers dans les mêmes conditions, ou alors dans la forêt, au milieu des gros amas rocheux dépourvus d'arbres. Les formations cryptogamiques formant l'habitat de ce peuplement à base de *Mycobates parmeliae*, sont souvent composites. Les Lichens y sont souvent mêlés aux Mousses et aux Hépatiques. Nous avons relevé par exemple, pour un peuplement typique sur Chêne pubescent au Col de la Place d'Armes, les Lichens *Physcia hirsuta* Mereschk., *Physcia pulverulenta* (Schreb.) Hpe., *Anaptychia ciliaris* (L.) Krb., l'Hépatique *Frullania dilatata* et la Mousse *Orthotrichum affine* Schrod. Un peuplement voisin était constitué par *Physcia orbicularis* (Neck) DR., *Physcia servitii* Nado et *Xanthoria parietina* (L.) Beltr. Sur rocher les prélèvements les plus riches se font dans *Parmelia saxatilis* (L.) Ach. *Mycobates parmeliae* se rencontre aussi dans des Mousses ou des Hépatiques seules, mais en moins grand nombre, et le plus souvent à l'état adulte seulement. Cette espèce ne fréquente pas les endroits humides et ombragés en permanence. Elle supporte des variations thermiques et hygrométriques importantes. Elle a, à la fois, une forte anectoxérie, une forte anectohygie

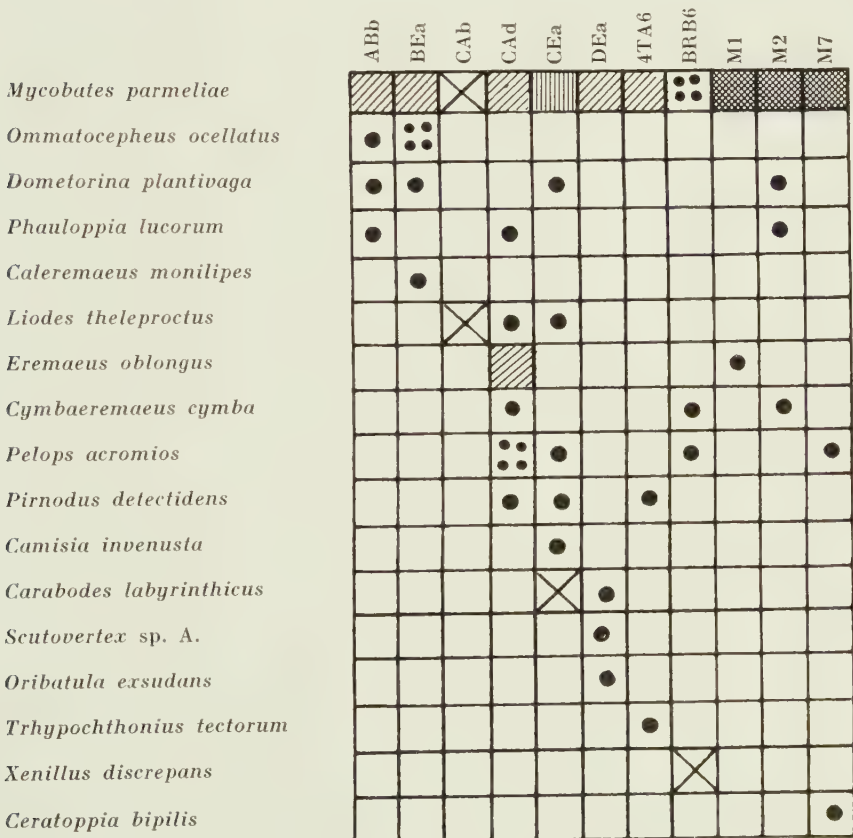


FIGURE 35. — Relevés typiques relatifs au peuplement à *Mycobates parmeliae*.

et une forte aneotothermie. Nous trouverons avec elle les espèces que nous avons déjà citées à plusieurs reprises et surtout *Ommatocephus ocellatus*, *Humeroabates rostralamellatus*, *Dometorina planitigra*, *Oribatula exsudans*, *Provertex delamarei*, *Caleremaeus monilipes*, *Carabodes labyrinthicus*, *Pelops acromios*, *Gymbaeremaeus cymba*, etc... (fig. 35).

La faune qui accompagne ces Oribates n'est guère différente de celle que nous avons signalée pour les peuplements précédents. Elle est essentiellement constituée par des *Prostigmata* de petite taille et des *Bdellidae* parmi les Acariens, et par des Collemboles : *Uzelia setifera*, *Xenylla maritima*, *Xenylla brevicauda*, *Xenylla pyrenaica* et *Entomobrya* (espèces diverses). Les autres insectes sont rares et isolés : Hémiptères (*Tingididae*-*Monanthis* sp.), Hyménoptères, Diptères et Coléoptères.

Ces peuplements simples, composés tous par une seule espèce caractéristique, nous montrent bien que les Oribates ont des exigences écologiques très précises. Ce sont du reste toujours les mêmes espèces de Collemboles qui accompagnent les Oribates. Les Collemboles qui sont d'excellents indicateurs écologiques pour les milieux édaphiques, n'ont qu'un petit nombre d'espèces qui se sont adaptées aux milieux saxicole et arboricole, espèces probablement spécialisées depuis longtemps et incapables de produire de nouvelles formes.

2. PEUPELEMENTS COMPLEXES

Nous appelons peuplements complexes, des peuplements où les espèces sont plus nombreuses, et où nous pouvons constater entre plusieurs de ces espèces des affinités cénotiques évidentes.

Les habitats sont généralement plus importants que ceux que nous venons de voir. Ce sont toujours des habitats de la deuxième et de la troisième catégorie (p. 65), dans lesquels les animaux bénéficient d'une protection plus grande et d'une nourriture importante et variée. Les conditions d'exposition déterminent là aussi les différences entre les peuplements.

a) *Peuplements des lieux découverts ensoleillés*

L'habitat est constitué soit par des Lichens foliacés bien développés (*Parmelia saxatilis*), soit par des Mousses accompagnées de terre (*Polytricum juniperum*, *Hypnum cupressiforme*, *Orthotricum* sp., etc...), soit par des Fougères, soit par des Phanérogames diverses (*Alsine* sp., *Sedum* sp., *Sempervivum*, etc...). De tels habitats se trouvent en bordure de la forêt de la Massane et en particulier sur les grands rochers situés au Col de la Place d'Armes (fig. 28). On les retrouve aussi sur les rochers formant les crêtes, en dehors de la forêt elle-même (Col del Pal, Pic des quatre Termes, etc... (fig. 5).

Les Oribates les plus caractéristiques de ces habitats sont *Oribatula exsudans*, *Camisia horrida*, *Oribatula parisi* et *Scutovertex* sp. A qui sont les espèces constantes, surtout la première qui est

	T2	AE4	BE4	CE4	4TA3	4TA4	OA1	OA2	OA3	OA8	BRd5
<i>Oribatula exsudans</i>	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<i>Camisia horrida</i>		●		■	■	■					●●
<i>Oribatula parisi</i>				■	■	■					
<i>Scutovertex</i> sp. A.	■	●	●	■				●	■	●	
<i>Pelops acromios</i>	●		■	■							
<i>Trichoribates trimaculatus</i>	■	●	●	●●							
<i>Mycobates parmeliae</i>	●	●		■							
<i>Camisia invenusta</i>		●		●●	●						
<i>Caleremaeus monilipes</i>	●	■	●	■							
<i>Eremaeus</i> sp.	●	■		●●							
<i>Eremaeus hepaticus</i>	●				■	■					
<i>Phauloppia lucorum</i>	●				■	●				■	
<i>Micreremus brevipes</i>		●	●	●●							
<i>Tectocephus sarekensis</i>					●	■					
<i>Scapheremaeus</i> sp.	●		●	●							
<i>Niphocephus niv. delamarei</i>	●				●●						
<i>Platylidos scaliger</i>		●		●							
<i>Sphaerozetes</i> sp.	■										
<i>Ceratoppia bipilis</i>	●	●									
<i>Tectocephus velatus</i>	●	●									
<i>Xenillus discrepans</i>	●										
<i>Eremaeus oblongus</i>	●										
<i>Camisia segnis</i>		●									
<i>Chamobates</i> sp.		●									
<i>Phauloppia saxicola</i>	●										
<i>Domitorina plantivaga</i>	●										
<i>Odontocephus elongatus</i>	●										
<i>Liacarus xylariae</i> auct.	●										
<i>Cymbaeremaeus cymba</i>			●								
<i>Carabodes labyrinthicus</i>				●							
<i>Microzetorchestes</i> sp.					●						

FIGURE 36. — Relevés typiques relatifs au peuplement à *Oribatula exsudans*.



FIGURE 37. — Quelques types d'habitats. En haut à gauche, tronc de Hêtre couvert de Parméliacées et à droite, tronc de Chêne avec des Mousses et des Hépatiques en sous-bois. Ces deux habitats sont caractéristiques des peuplements peu denses à *Zygoribatula exilis* (p. 137). En bas à gauche, Hêtre à gros Lichens (*Lobaria*). Type de milieu intermédiaire (p. 102). A droite, habitat typique du peuplement à *Platyliodes scaliger* et *Trimaconothrus saxosus* (p. 134).



N

S

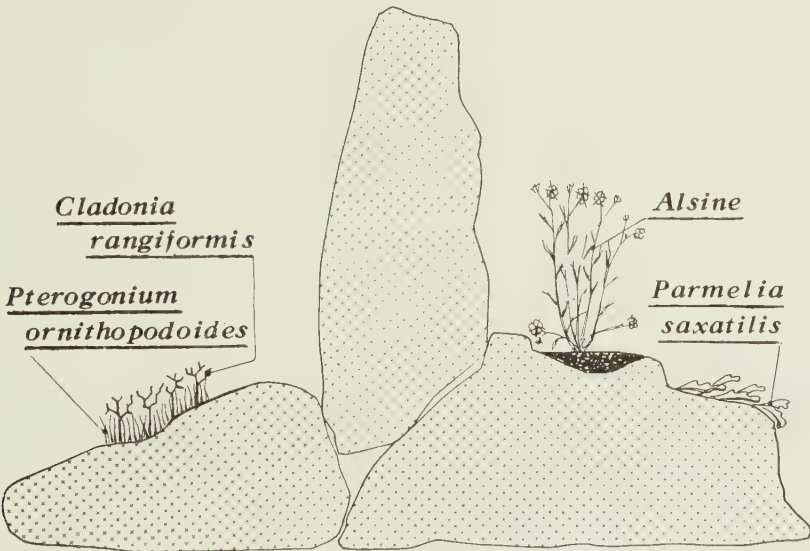


FIGURE 38. — Représentation très schématique de quelques habitats. En haut, habitats types des peuplements à *Zygoribatula exilis* (p. 137). En bas, à droite, habitats types du peuplement complexe à *Oribatula exsudans* et *O. parisi* (p. 134). A gauche, habitat type du peuplement à *Platyliodes scaliger* et *Trimalaconothrus saxosus* (p. 135).

vraiment typique de ces milieux. L'inventaire des espèces récoltées (fig. 36) est assez important. Parmi les principales, nous pouvons citer *Pelops acromios*, *Trichoribates trimaculatus*, *Camisia invenusta*, *Caleremaus monilipes*, *Phauloppia lucorum*, *Micreremus brevipes* que nous n'avons récolté à la Massane que dans ce biotope, *Scapheremaus* cf. *patella* et *Niphocephus nivalis delamarei*.

Ce peuplement est caractérisé par une anectoxérie, une anectohygrie, une anectothermie et une anectocrymie fortes.

La microfaune accompagnant les Oribates est aussi plus importante. Les *Prostigmata* sont plus nombreux : les petites espèces de *Tydeidae* et de *Nanorchestidae* sont toujours présentes, les *Bdellidae* sont nombreux ainsi que les *Eupodidae*, les *Cunaxidae* et les *Cryptognathidae*. Les Acariens *Mesostigmata* commencent aussi à faire leur apparition dans ces groupements. Ils sont encore peu nombreux ainsi que les Tyroglyphes. Des Diplopodes *Polyxenidae* avec l'espèce cosmopolite *Polyxenus lagurus* sont quelquefois présents. Les Collemboles sont également plus nombreux, surtout lorsque la terre est assez abondante dans l'habitat; les espèces résistantes des genres *Xenylla*, *Anurophorus* et *Entomobrya* sont alors accompagnées d'espèces nettement édaphiques appartenant aux genres *Onychiurus* et *Tullbergia*. La présence de racines dans les habitats formés par des Phanérogames s'accompagne de larves de Cochenilles (Hémiptères). Des Thysanoptères, des Diptères, des Hyménoptères et quelques Coléoptères (surtout des Staphylyns) complètent ce peuplement des milieux exposés.

b) Le peuplement des lieux découverts non ensoleillés

Les dalles rocheuses horizontales ou sub-horizontales exposées au Nord sont recouvertes d'une dense végétation cryptogamique souvent composite (fig. 37). De tels milieux se rencontrent principalement à la forêt de la Massane dans les gros amas de rochers où la végétation arbustive se raréfie, où les Hêtres disparaissent et sont remplacés par des Chênes pubescents, voire des Chênes verts, des Genévriers et des Bruyères. Les surfaces rocheuses de ces îlots secs exposés au Sud ou à l'Est, sont occupées, nous l'avons vu, par les peuplements à *Pirnodus detectidens*, à *Probertex delamarei* ou à *Mycobates parmeliae* selon les conditions. Les surfaces rocheuses exposées au Nord et abritées de l'insolation auront un revêtement cryptogamique différent et un peuplement différent aussi.

Un type de revêtement classique pour de tels milieux est constitué par la Mousse *Pterogonium ornithopodioides* (Huds.) Lindb. et le Lichen fruticuleux *Cladonia rangiformis* Hoffm. v. *pungens* (Ach.) Vain. f. *foliosa*. Les Oribates sont nombreux dans cet habitat. Les espèces les plus caractéristiques sont *Platylodes scaliger* et *Trimaconothrus saxosus*. Les espèces constantes sont nombreuses (comme nous le montre la fig. 39). Les principales sont *Caleremaus monilipes*, *Carabodes minusculus*, *Scutovertex* sp. A, *Eremaeus* sp. et *Camisia horrida*. Ces milieux sont également favorables, étant parfois assez proches du sol, et le sol lui-même étant souvent recouvert des mêmes végétaux, par un peuplement d'espèces typiquement édaphiques. Les principales sont *Hemileius initialis*, *Oppia*

	AB1	BB1	CB1	DB1	M34
<i>Platyliodes scaliger</i>	X		X		
<i>Trimalaconothrus saxosus</i>	X		••••		
<i>Camisia horrida</i>	X		•	•	
<i>Eremaeus hepaticus</i>	X		••••		
<i>Eremaeus</i> sp.			••••	•	••••
<i>Caleremaeus monilipes</i>	X	X	••••	X	
<i>Carabodes minusculus</i>		•	X	■	
<i>Scutovertex</i> sp. A	X	•	••••		
<i>Pirnodus detectidens</i>	•				
<i>Oribatula tibialis</i>	••••			•	
<i>Odontocephus elongatus</i>	•		•		
<i>Oppia quadricarinata</i>	•			•	
<i>Suctobelba trigona</i>	•			X	
<i>Chamobates</i> sp. A				X	
<i>Hemileius initialis</i>	•		X		
<i>Carabodes marginatus</i>	•			•	
<i>Trhypochthonius tectorum</i>		•			
<i>Ceratoppia bipilis</i>		X	•		X
<i>Cymbaeremaeus cymba</i>		•		•	
<i>Trichoribates trimaculatus</i>		•		•	
<i>Chamobates</i> cf. <i>tricuspidatus</i>		•			•
<i>Liacarus xylariae</i> auct.		•			
<i>Tectocephus velatus</i>	•		•	•	
<i>Zygoribatula exarata</i>			•		
<i>Liochthonius</i> sp.				•	
<i>Porobelba spinosa</i>	•			•	
<i>Oppia bicarinata</i>			••••		
<i>Niphocephus nivalis delamarei</i>					•

FIGURE 39. — Relevés typiques relatifs au peuplement à *Platyliodes scaliger* et *Trimalaconothrus saxosus*.

quadracarinata, *Suctobelba trigona*, *Chamobates* sp. A, *Zygoribatula exarata*, *Porobelba spinosus* et *Oppia bicarinata*. On y rencontre aussi, bien entendu, des espèces saxicoles que nous citons souvent et qui n'ont pas d'habitat bien spécialisé : *Ceratoppia bipilis*, *Cymbaerema cymba*, *Trichoribates trimaculatus*, etc...

Ces milieux sont moins anectoxères et moins anectothermes que celui fréquenté par le peuplement à *Oribatula exsudans*, puisqu'ils ne subissent pas les effets de l'insolation mais ils ont, comme ce dernier, une forte anectohygrie. Ces revêtements épais sur dalle horizontale ou sub-horizontale gardent en effet, pendant longtemps, les eaux météoriques.

Les *Prostigmata* sont nombreux et variés dans cet habitat : *Bdellidae*, *Namorchestidae*, *Penthaleidae*, *Cryptognathidae*, *Tetranychidae*, *Eupodidae*; on y récolte aussi, d'une manière constante, un *Endeostigmata*, *Terpnacarus bouvieri* Grandjean. Les *Mesostigmata* sont moins communs, mais également présents ainsi que des Pseudoscorpions et des Araignées. Des Diplopodes et des Chilopodes peuvent également s'y rencontrer. Les Collembolles sont plus variés que dans les prélèvements précédents. Aux *Xenylla*, *Anurophorus* et *Entomobrya*, habituels dans les autres milieux, s'ajoutent des *Tetracanthella*, des *Friesea*, des *Folsomia*, des *Lepidocyrtus* (*L. cyaneus*), des *Heteromurus*, des *Tomocerus* et des *Symphyleones*. Parmi les Insectes, ce sont surtout des Thysanoptères, des Coléoptères (Staphylins) et des Hémiptères (*Tingididae*).

c) Les peuplements des milieux ombragés en sous-bois

Ces peuplements sont caractérisés par la présence d'une espèce qui pullule partout en forêt ombragée, *Zygoribatula exilis*. L'ombre semble être la condition essentielle de sa présence. Dès qu'on s'écarte du couvert des arbres, elle disparaît. Par contre, partout dans la forêt, mais de préférence dans les endroits assez peu humides et même secs, dans les habitats aérés, on la rencontre en grande abondance. Ces peuplements ombrophiles peuvent être séparés en deux groupes.

α) Peuplements des milieux peu denses :

Ces peuplements sont assez hétérogènes. *Zygoribatula exilis* en est la seule espèce caractéristique et constante, et nous avons hésité avant de placer ce peuplement parmi les peuplements complexes. Si nous l'avons fait, c'est parce que les autres espèces qui s'y rencontrent sont assez abondantes et se retrouvent assez souvent. Ces peuplements se trouvent dans des habitats divers constitués par des Mousses, des Hépatiques, ou des Lichens en sous-bois, mais ne bénéficient pas d'une humidité assez constante pour que s'y installe le peuplement caractéristique d'*Humicrobates rostrilamellatus*. *Z. exilis* colonise tous ces habitats. Parmi les Lichens ce sont surtout des Parméliacées, comme *Parmelia caperata* (L.) Ach. v. *cylisphora* Ach., *Parmelia trichotera* Hue, *Parmelia scorteae* Ach., *Lobaria verrucosa* (Huds.) Hoffm. Les Mousses sont surtout *Pterogonium ornithopodioides*, *Leucodon morensis*, *Pteriginandrum filiforme*, auxquelles s'ajoute l'Hépatique *Frullania dilatata* (fig. 37).

	DCc	DCd	DDa	OA9	OA11	OA18	OA19	BRA6	BRA8	BRA10
<i>Zygoribatula exilis</i>										
<i>Eremaeus</i> sp.										
<i>Tectocephus sarekensis</i>										
<i>Tectocephus velatus</i>										
<i>Sphaerozetes</i> sp.										
<i>Pirnodus detectidens</i>										
<i>Ommatocephus ocellatus</i>										
<i>Humerobates rostrilamellatus</i>										
<i>Eremaeus hepaticus</i>										
<i>Eremaeus oblongus</i>										
<i>Caleremaeus monilipes</i>										
<i>Cymbaeremaeus cymba</i>										
<i>Parachipteria petiti</i>										
<i>Trichoribates trimaculatus</i>										
<i>Mycobates parmeliae</i>										
<i>Chamobates tricuspидatus</i>										
<i>Liebstadia humerata</i>										
<i>Oribatula exsudans</i>										
<i>Lepidozetes singularis</i>										
<i>Scutovertex</i> sp. A										
<i>Domitorina plantivaga</i>										
<i>Hemileius initialis</i>										
<i>Arthrodamaeus</i> cf. <i>reticulatus</i>										
<i>Trhypochthonius tectorum</i>										
<i>Camisia invenusta</i>										
<i>Poroliodes farinosus</i>										
<i>Oribatula tibialis</i>										

FIGURE 40. — Relevés typiques relatifs au peuplement peu développé à *Zygoribatula exilis*

Ces milieux sont marqués par une anectoxérie et une anectohygrie moyennes, et une anectothermie faible. Ils ne subissent ni de fortes dessiccations, ni de fortes imbibitions, ni de fortes variations de température.

Les principales espèces rencontrées dans cet habitat en compagnie de *Z. exilis* sont *Eremaeus hepaticus*, *Tectocephus sarekensis*, *Lepidozetes singularis*, *Mycobates parmeliae*, *Cymbaerema cymba*, *Calerema monilipes*, *Eremaeus* sp. et *Humerobates rostromellatus* (fig. 40).

Les microarthropodes qui accompagnent les Oribates appartiennent toujours aux mêmes familles et aux mêmes genres que ceux que nous avons vus précédemment. Pour les *Prostigmata*, ce sont surtout des *Nanorchestidae* ou des *Bdellidae*. Les *Mesostigmata* sont plus communs. Les Collembolles sont encore des *Xenylla*, des *Anurophorus* (*A. laricis*), des *Uzelia* (*U. setifera*) et des *Entomobrya*. *Entomobrya albocincta* est une espèce que nous avons surtout trouvée dans ces peuplements.

β) Peuplements des milieux denses

Ces peuplements se trouvent dans les habitats les plus épais et les plus fournis, en sous-bois (fig. 42). Dans la forêt de la Massane, cet habitat est celui qui se rapproche le plus des milieux édaphiques. Ce sont surtout les épais tapis de Mousses sur surfaces horizontales rocheuses, ou, dans certaines conditions, les épais tapis de Mousses qui peuvent se former dans les anfractuosités des rochers verticaux : *Pterogonium ornithopodioides*, *Hypnum cupressiforme* et l'Hépatique *Madotheca thuja* (Dicks.) Dum. Les Lichens sont les mêmes que ceux que nous avons déjà signalés pour les peuplements les moins denses, c'est-à-dire *Parmelia caperata* v. *cylisphora*, *P. trichotera* et *P. scortea*. La seule différence est que les peuplements sont beaucoup plus épais.

Les conditions écologiques sont les mêmes que pour le groupe précédent, c'est-à-dire caractérisées par une anectoxérie et une anectohygrie moyennes et une anectothermie faible.

Le peuplement d'Oribates est le plus riche que nous ayons relevé dans les milieux saxicoles et arboricoles (fig. 41) : *Zygoribatula exilis* y est accompagné d'*Oppia ornata*, de *Chamobates* cf. *tricuspidatus*, de *Parachipteria petiti*, et de *Sphaerozetes* sp. Le groupement de ces espèces, qui sont les espèces constantes de cet habitat, est tout à fait caractéristique. D'autres espèces que nous avons déjà citées dans des peuplements divers, trouvent ici aussi un biotope favorable. Ce sont : *Eremaeus hepaticus*, *Eremaeus* sp., *Tectocephus sarekensis*, *Tectocephus velatus*, *Calerema monilipes*, *Camisia horrida*, *Trichoribates trimaculatus* et *Ceratoppia bipilis*. Des espèces caractéristiques d'autres milieux comme *Platylodes scaliger* et *Trimalaconothrus saxosus* s'y rencontrent aussi, beaucoup moins abondantes, bien entendu, que dans leurs milieux d'élection. *Pseudachipteria magna* n'a été récolté à la Massane que quatre fois et toujours dans ces milieux. A ces espèces saxicoles, s'ajoutent aussi des espèces édaphiques qui viennent du sol, en pionniers. Elles ne sont jamais bien nombreuses, ni représentées par beaucoup d'individus. On y trouve ainsi des *Phthiracarus* et des *Brachychthonius*, *Oribatula tibialis*, *Odontocephus elongatus*, etc...

	AD4	BD4	CD4	DD4	OA12	OA13	OA20	M11	M13	M16
<i>Zygoribatula exilis</i>										
<i>Oppia ornata</i>										
<i>Chamobates</i> cf. <i>tricuspidatus</i>										
<i>Parachipteria petili</i>										
<i>Sphaerozetes</i> sp.										
<i>Eremaeus hepaticus</i>										
<i>Eremaeus</i> sp.										
<i>Platyliodes scaliger</i>										
<i>Tectocepheus sarekensis</i>										
<i>Tectocepheus velatus</i>										
<i>Caleremaeus monilipes</i>										
<i>Pseudachipteria magna</i>										
<i>Camisia horrida</i>										
<i>Trichoribates trimaculatus</i>										
<i>Ceratoppia bipilis</i>										
<i>Trimalaconothrus saxosus</i>										
<i>Scutovertex</i> sp. A.										
<i>Pelops acromios</i>										
<i>Oppia quadricarinata</i>										
<i>Suctobelba trigona</i>										
<i>Autogneta parva</i>										
<i>Dometorina plantivaga</i>										
<i>Humero Bates rostrilamellatus</i>										
<i>Cymbaeremaeus cymba</i>										
<i>Phauloppia lucorum</i>										
<i>Mycobates parmeliae</i>										
<i>Oribatula tibialis</i>										
<i>Phthiracarus</i> sp.										
<i>Cosmochthonius reticulatus</i>										
<i>Hypochthonius luteus</i>										
<i>Odontocepheus elongatus</i>										
<i>Pilogalumma tenuiclavus</i>										
<i>Achipteria coleoptrata</i>										
<i>Oppia bicarinata</i>										
<i>Brachychthonius</i> sp.										
<i>Hemileius initialis</i>										
<i>Carabodes coriaceus</i> var.										

FIGURE 41. — Relevés typiques relatifs au peuplement bien développé à *Zygoribatula exilis*, *Oppia ornata*, etc.



FIGURE 42. — Sous-bois profond dans la forêt de la Massane.
Habitat caractéristique des peuplements complexes à *Zygoribatula exilis*.

La microfaune y est plus abondante que dans les prélèvements des types précédents, mais elle ne diffère pas dans sa composition, et nous pourrions citer les précédentes familles de Prostigmates ou les mêmes genres de Collemboles. Signalons seulement que les Acariens Mésostigmates y sont beaucoup plus nombreux et doivent constituer, avec les Bdelles, un contingent de prédateurs appréciable. D'autres prédateurs, Pseudoscorpions, Araignées, Staphylins, etc., nous indiquent que nous avons affaire à un peuplement équilibré, une biocénose au vrai sens du terme.

3. LES PEUPELEMENTS DES MOUSSES MOUILLÉES DES BERGES ET DES MOUSSES IMMERGÉES

Pour terminer cette énumération des peuplements saxicoles et arboricoles de la Massane, nous dirons un mot de la microfaune peuplant les Mousses saxicoles ou les racines moussues des Aulnes qui bordent la rivière, et qui sont mouillées constamment par les projections d'eau, ou bien encore les Mousses franchement aquatiques très oxygénées, qui poussent sur les rochers des cascades ou des cascadelles.

Nous avons fait seulement un petit nombre de prélèvements dans ces milieux, et nous les avons réunis à titre indicatif sur la fig. 43. Les peuplements sub-aquatiques n'ont pas d'espèces caractéristiques; on y

	BA5	CA5	DA5	AA4	BA4	CA4	DA4
<i>Trimalaconothrus</i> sp. A			●				
<i>Brachychthonius</i> sp.	●			●			
<i>Punctoribates</i> sp.		●		●	●		
<i>Tectocephus velatus</i>							
<i>Oppia nova</i>				●			●
<i>Scutovertex</i> sp. A				●			
<i>Nanhermannia nanus</i>				●			
<i>Malaconothrus gracilis</i>					●	●	
<i>Zygoribatula exilis</i>					●		
<i>Trimalaconothrus</i> sp. A					●		●●●
<i>Tectocephus sarekensis</i>					●	●	
<i>Humeroabates rostromellatus</i>						●	
<i>Phauloppia lucorum</i>						●	
<i>Malaconothrus</i> sp.							●

FIGURE 43. — Relevés typiques relatifs aux milieux immergés.

trouve des espèces provenant de milieux voisins, tantôt de milieux édaphiques très humides, comme par exemple *Malacoonthrus gracilis*, *Malacoonthrus* sp., *Punctoribates* sp., de milieux édaphiques normaux (*Nanhermannia nanus* et *Oppia nova*), tantôt de milieux saxico-arboricoles comme *Humerobates rostromellatus*, *Phauloppia lacorum*, *Tectocephus velatus* et *T. sarekensis*.

Les Mousses franchement aquatiques (*Fontinalis squamosa* Hedw. et *Eurhynchium riparioides* (Hedw.) ont une faune beaucoup moins variée et très pauvre. Il nous faut signaler cependant une espèce de *Trimalaconothrus* (probablement nouvelle) presque toujours abondante dans ce milieu et certainement caractéristique. Nous avons déjà cité cette espèce dans une note jointe à un travail de NICOLAU-GUILLAUMET (1959, p. 248).

La Microfaune rencontrée dans ces Mousses est aquatique (Copépodes, Hydracariens, larves d'insectes variés) exceptés les Oribates que nous venons de signaler et le Collemboule *Tetracanthella hygropetrica* Cassagnau.

Nous pouvons schématiser les caractéristiques écologiques des espèces que nous venons de signaler, de la manière suivante :

I. Lieux découverts :

anecto-xérie, anecto-hygrie et anecto-thermie fortes

1° Peuplements simples :

a) Lichens crustacés sur rocher : *Pirnodus detectidens*;

b) Lichens foliacés peu épais et Muscinées peu épaisses : *Provertex delamarei*;

c) Lichens foliacés et Muscinées plus épais : *Mycobates parmeliae*.

2° Peuplements complexes :

Mousses, Lichens épais, plantes vasculaires : *Oribatula exsudans*, *Oribatula parisi*.

II. Lieux découverts ombragés ou sous-bois :

anecto-xérie et anecto-thermie faibles, anecto-hygrie forte.

1° Peuplements simples : *Ommatocephus ocellatus*;

2° Peuplements complexes en lieu découvert ombragé : *Platyliodes scaliger*, *Trimalaconothrus saxosus*.

III. Lieux ombragés en sous-bois :

anecto-xérie, anecto-thermie et anecto-hygrie faibles.

1° Peuplements simples : *Humerobates rostromellatus*;

2° Peuplements complexes :

a) peu développés : *Zygoribatula exilis*

b) bien développés : *Zygoribatula exilis*, *Oppia ornata*, *Chamobates* cf. *tricuspidatus*, *Parachipteria petiti*, *Sphaerozetes* sp.

IV. Milieux immergés :

Anecto-xérie nulle, hydrophilie ou anecto-hydrie :

Trimalaconothrus sp. A.

IV. LES PEUPELEMENTS SAXICO-ARBORICOLES

HORS DE LA MASSANE

A. *LA RÉPARTITION DES ORIBATES AVEC L'ALTITUDE. COMPARAISONS ENTRE LA MASSANE, BANYULS-SUR-MER ET LA HAUTE MONTAGNE*

Comme nous l'avons dit au début de ce travail, pour étudier l'influence de l'altitude sur la répartition des Oribates, nous avons fait nos prélèvements dans une région la plus limitée possible. Banyuls-sur-Mer, distant de la Massane de quelques kilomètres, nous a permis de connaître les peuplements typiquement méridionaux; la région de Font-Romeu et des Bouillouses (éloignée de Banyuls de 80 km environ), de connaître les peuplements de haute montagne de types subalpin et alpin. A ceux-là nous avons ajouté des prélèvements effectués dans les Hautes-Pyrénées, dans les environs d'Orédon où nous avons fait plusieurs séjours dans l'accueillant laboratoire de la Faculté des Sciences de Toulouse. L'intérêt de cette région est d'être, en ce qui concerne la haute montagne pyrénéenne, la mieux connue des naturalistes. Nous avons pu constater que les Pyrénées centrales et les Pyrénées-orientales ont un peuplement de haute montagne rigoureusement identique. Les prélèvements saxicoles et arboricoles sont moins nombreux qu'à la Massane, mais dépassent la centaine aussi bien dans la région de Banyuls qu'en haute montagne (annexe n° 2); par contre les prélèvements au sol sont beaucoup moins nombreux, et nous n'avons pas entrepris, pour ces régions, une étude comparative de la faune du sol et de la faune saxico-arboricole. Les prélèvements étant moins nombreux, il est presque certain que toutes les espèces saxicoles et arboricoles de la région de Banyuls ou de la région de haute montagne ne sont pas connues. Nous pensons quand même que les comparaisons permises grâce à ces prélèvements sont très intéressantes même si elles ne sont pas définitives.

Le tableau ci-dessous indique la répartition des différentes espèces saxicoles et arboricoles.

Répartition des espèces avec l'altitude

ESPÈCES	Banyuls et environs	Massane et environs	Haute montagne : Font- Romeu Bouillouses Orédon
<i>Cosmochthonius reticulatus</i>	+	+	
<i>Camisia horrida</i>	+	+	+
<i>Camisia invenusta</i>		+	+
<i>Camisia segnis</i>	+	+	+
<i>Trhypochthonius tectorum</i>	+	+	+
<i>Trimalaconothrus saxosus</i>	+	+	
<i>Trimalaconothrus</i> sp. A		-	
<i>Trimalaconothrus</i> sp. B		+	
<i>Liodes theleproctus</i>	-	-	
<i>Poroliodes farinosus</i>		-	
<i>Platylodes scaliger</i>	+	-	
<i>Protocepheus hericius</i>		-	
<i>Ommatocepheus ocellatus</i>		+	+
<i>Niphocepheus nivalis delamarei</i> ..		+	
<i>Microzetorchestes</i> sp. (a. im.)	+	+	
<i>Belorchestes gebennicus</i>	+		
<i>Litholestes altitudinis</i>			+
<i>Saxicolestes pollinivorus</i>	+		
<i>Zetorchestidae</i> n.g.		+	
<i>Eremaeus hepaticus</i>	+	+	+
<i>Eremaeus oblongus</i>	+	+	+
<i>Eremaeus</i> sp.	+	+	+
<i>Tricheremacrus serratus</i>		+	
<i>Caleremacrus monilipes</i>	+	+	+
<i>Ceratoppia bipilis</i>	+	+	+
<i>Xenillus discrepans</i>	+	+	
<i>Carabodes labyrinthicus</i>		+	+
<i>Carabodes marginatus</i>		+	+
<i>Carabodes minusculus</i>	+	+	+
<i>Oppia ornata</i>		+	
<i>Autogneta parva</i>		+	
<i>Tectocepheus sarekensis</i>	+	+	+
<i>Tectocepheus velatus</i>	+	+	+
<i>Cymbaeremacrus cymba</i>	+	+	+
<i>Scapheremacrus</i> sp.	+	+	
<i>Micreremus brevipes</i>	+	+	
<i>Scutovertex sculptus</i>	+		
<i>Scutovertex</i> sp. A	+	+	+
<i>Provertex delamarei</i>		+	
<i>Passalozetes</i> sp. A	+		
<i>Parachipteria petiti</i>		+	
<i>Pseudachipteria magna</i>		+	+
<i>Pelops acromios</i>	+	+	+
<i>Trichoribates</i> sp. A		+	+
<i>Trichoribates</i> sp. B			+
<i>Trichoribates</i> sp. C			+
<i>Trichoribates trimaculatus</i>		+	+

ESPÈCES	Banyuls et environs	Massane et environs	Haute montagne : Font- Romeu Bouillouses Orédon
<i>Sphaerozetes</i> sp.		+	
<i>Humero Bates rostralamellatus</i>	+	+	+
<i>Mycobates parmeliae</i>		+	+
<i>Mycobates</i> sp. A			+
<i>Calypsozetes sarekensis</i>			+
<i>Chamobates</i> cf. <i>tricuspidatus</i>		+	+
<i>Lepidozetes singularis</i>		+	
<i>Galumna</i> cf. <i>tarsipennata</i>	+	+	
<i>Galumna tarsipennata gibbula</i> ...	+		
<i>Galumna</i> sp. A	+		
<i>Vaghi</i> <i>simplex</i>	+	+	
<i>Domatorina plantivaga</i>	+	+	
<i>Haloribatula tenareae</i>	+		
<i>Oribatula exsudans</i>	+	+	+
<i>Oribatula parisi</i>		+	+
<i>Zygoribatula exilis</i>		+	+
<i>Zygoribatula frisiae</i>	+		+
<i>Zygoribatula laubieri</i>	+		
<i>Zygoribatula laubieri meridionalis</i> .	+		
<i>Phauloppia lucorum</i>	+	+	+
<i>Phauloppia coineau</i>		+	+
<i>Phauloppia saxicola</i>	+	+	+
<i>Pirnodus detectidens</i>	+	+	

Contrairement à ce que nous avons fait pour la comparaison entre la faune saxico-arboricole et la faune du sol, nous avons pris toutes les espèces rencontrées et non pas seulement celles qui se trouvent dans plus de 1 % des prélèvements. Il ne faut donc pas s'étonner si les espèces de la Massane sont plus nombreuses dans ce chapitre que dans celui où nous avons traité de ces comparaisons. Le problème est en effet différent, et nous avons retenu ces 70 espèces sans tenir compte de leur fréquence ni de leur abondance dans les prélèvements, mais seulement de leur présence ou de leur absence.

Les résultats quantitatifs relatifs à ces différentes espèces sont consignés dans le tableau suivant :

Nombre d'espèces présentes dans les trois régions.	17	24,5 %
Nombre d'espèces présentes seulement à Banyuls et à la Massane	13	18,5 %
Nombre d'espèces présentes seulement à la Massane et en haute montagne	12	17 %
Nombre d'espèces présentes seulement à Banyuls et en haute montagne	1	1,5 %
Nombre d'espèces présentes seulement à Banyuls.	9	13 %
Nombre d'espèces présentes seulement à la Massane	13	18,5 %
Nombre d'espèces présentes seulement en haute montagne	5	7 %
Total	70	100 %

Le nombre total d'espèces présentes à Banyuls-sur-Mer et dans ses environs est de 40, ce qui représente 57 % du nombre total d'espèces récoltées dans les trois régions. Chaque groupe d'espèces est représenté par le pourcentage suivant :

Nombre d'espèces présentes dans les trois régions	17	42,5 %
Nombre d'espèces communes avec la Massane seulement	13	32,5 %
Nombre d'espèces communes avec la haute montagne seulement	1	2,5 %
Nombre d'espèces propres à Banyuls	9	22,5 %

A la Massane, le nombre total d'espèces est de 55, ce qui représente 78 % du total du nombre d'espèces récoltées dans les trois régions.

Chaque groupe d'espèces est représenté par le pourcentage suivant :

Nombre d'espèces présentes dans les trois régions.	17	31 %
Nombre d'espèces communes avec Banyuls seulement	13	23,5 %
Nombre d'espèces communes avec la haute montagne	12	22 %
Nombre d'espèces propres à la Massane	13	23,5 %

En haute montagne, le nombre total d'espèces est de 35, ce qui représente 50 % du total des espèces récoltées dans les trois régions.

Chaque groupe d'espèces est représenté par le pourcentage suivant :

Nombre d'espèces présentes dans les trois régions.	17	48 %
Nombre d'espèces communes avec la Massane seulement	12	34,2 %
Nombre d'espèces communes avec Banyuls seulement	1	2,8 %
Nombre d'espèces propres à la haute montagne ..	5	14,5 %

Nous pouvons constater que :

1° le contingent d'espèces le plus important est celui formé des espèces communes aux trois régions. Il représente environ 1/4 du total des espèces;

2° le nombre d'espèces présentes seulement à Banyuls et à la Massane est très voisin du nombre d'espèces présentes seulement à la Massane et en haute montagne;

3° le nombre d'espèces absentes à la Massane et communes aux deux régions est extrêmement bas;

4° le nombre d'espèces particulières à une seule région est le plus élevé à la Massane et le moins élevé en haute montagne.

Le contingent d'espèces communes, bien qu'il soit le plus élevé, est relativement bas si l'on tient compte du fait que les récoltes ont été toutes effectuées dans des milieux identiques. *Or, le seul facteur différent est la température minimale.* En effet, nous avons démontré dans l'étude du microclimat et de l'écoclimat que les différences entre les températures maximales étaient peu importantes dans les trois régions considérées, dans les endroits exposés et que les différences de degrés hygrométriques tenaient davantage à l'exposition qu'à l'altitude. De plus, le substrat et les habitats sont les mêmes. Nous pouvons donc affirmer que *dans une région limitée, c'est-à-dire où les facteurs biogéographiques n'entrent pas en ligne de compte, la répartition, en fonction de l'altitude, des Oribates saxico-arboricoles est sous l'étroite dépendance des températures minimales. L'ensemble de la faune saxico-arboricole est anectocryme, c'est-à-dire résistant au froid, mais la répartition en altitude nous montre des espèces de plus en plus anectocrymes, des régions basses et chaudes jusqu'aux régions hautes et froides.*

Cette caractéristique trouve un argument supplémentaire dans le fait que la Massane, région intermédiaire entre les deux autres régions, a un nombre voisin d'espèces communes avec chacune des deux régions séparément, et que le nombre d'espèces communes entre la région méridionale et subalpine et absentes à la Massane, est très bas. Nous n'avons relevé qu'une seule espèce (*Zygoribatula frisiae*) dans ce cas, et encore faut-il signaler que nous n'en avons trouvé qu'un seul exemplaire à Font-Romeu (TRAVÉ, 1961, p. 334).

C'est également pour cela que le nombre d'espèces récoltées à la Massane est supérieur à celui récolté dans les deux autres régions. Le nombre plus élevé de prélèvements n'est pas seul en cause, et il est normal de trouver le plus grand nombre d'espèces et les populations les plus abondantes, là où les conditions sont moyennes.

Pour les espèces de Banyuls et de haute montagne, nous allons rapidement passer en revue les habitats particuliers que nous avons étudiés dans ces deux régions.

B. LES PEUPELEMENTS SAXICO-ARBORICOLES DANS LA RÉGION DE BANYULS

Quelques peuplements sont particuliers dans la région de Banyuls-sur-Mer. Ce sont tout d'abord les peuplements halophiles, qui ne se rencontrent que sur les rochers bordant la côte.

1) LES ORIBATES DU TROTTOIR A *Tenarea tortuosa*

Dans le trottoir d'algues calcaires qui couvre, en certains points de la côte, les rochers au niveau de l'eau, vit une microfaune terrestre qui a fait l'objet d'un assez grand nombre de travaux. Nous renvoyons pour cela à R. SCHUSTER (1956-1958).

Un Oribate a été trouvé par SCHUSTER dans ce milieu fortement imprégné par l'influence marine, *Haloribatula tenareae* Schuster. Cette espèce n'est pas très commune dans le trottoir, et nous pensons qu'elle ne s'y trouve qu'accidentellement. A notre avis, elle doit vivre sur les rochers dans la zone des Balanes, bien que les quelques récoltes que nous ayons faites dans cette zone, ne nous aient pas permis de l'y trouver. De toutes façons, *Haloribatula tenarae* peut vivre au contact de l'eau de mer. C'est le seul Oribate dans ce cas, sur la côte catalane.

Nous avons fait des prélèvements dans d'autres algues, non calcaires, comme les *Rissoella*, les *Lactuca*, les *Enteromorpha* (*E. verrucosa*) qui se trouvent dans les vasques peu profondes, mais nous n'y avons jamais trouvé d'Oribates.

2) LES PEUPELEMENTS HALOPHILES DES ROCHERS NUS

Les rochers nus, schistes très découpés, dépourvus de végétation et battus par les embruns, sont peuplés par une espèce d'Oribate pollinivore, *Zygoribatula laubieri*. Cette espèce peut également parcourir les rochers couverts de Balanes (TRAVÉ, 1961, p. 330). Une station typique de cette espèce est l'île Grosse (fig. 6), à quelques dizaines de mètres du Laboratoire Arago. Nous précisons son éthologie dans un autre chapitre. C'est le seul Oribate récolté dans ce milieu.

3) LES PEUPELEMENTS NON HALOPHILES DES ROCHERS NUS

Loin de l'influence marine, les rochers nus sont également peuplés par des espèces pollinivores, dont la principale est *Saxicolstes pollinivorus*. Dans le même biotope vivent deux autres espè-

ces, *Belorchestes gebennicus* et *Galumna* cf. *tarsipennata*. En dehors de ces Oribates, on peut récolter dans les mêmes conditions, les Acariens *Erythraeidae*, *Erythracaridae* et *Thrombididae* et les Collemboles *Entomobryidae*. Les peuplements les plus typiques se rencontrent sur tous les rochers nus bien exposés de la vallée de la Baillaury (fig. 44). Ils sont très abondants dans notre région; on



FIGURE 44. — Deux aspects de la région de Banyuls-sur-Mer. En haut, le bois de Chênes verts de Pouade à microclimat frais. En bas, la route de la Baillaury avec les schistes nus où vit *Saxicolestes pollinivorus* et une zone de suintements.

les rencontre tout le long de la route, partout où elle est bordée de rochers, c'est-à-dire entre Cerbère et Le Racou, dès que les conditions d'exposition sont favorables. Nous reviendrons par ailleurs sur le comportement, très intéressant et très particulier, de ces espèces des rochers nus.

4) LES PEUPELEMENTS DES ROCHERS DES GARRIGUES CÔTIÈRES

Dans les garrigues côtières et jusqu'au bord de l'eau, se rencontrent des Lichens généralement peu développés, appartenant à la première ou à la deuxième catégorie d'habitats. Parmi ces Lichens, nous citerons *Lecidea latypea* Ach., *Xanthoria aureola* Ach. Erichs., *Lecanora atra* (Huds.) Ach., *Lecanora praepostera* Nyl., *Diploschistes scruposus* (Schreb.) Norm. et *Roccella phycopsis* Ach. Ces Lichens, qu'ils se trouvent dans la zone des embruns à quelques mètres de la mer, ou en dehors de cette zone, sont peuplés par des Oribates comme *Pirnodus detectidens*, *Phauloppia lucorum*, *Platylidos scaliger*, *Phauloppia saxicola* et *Zygoribatula frisiae*. *Pirnodus detectidens* se trouve dans la région de Banyuls dans des Lichens divers, alors qu'à la Massane, il colonise surtout *Pertusaria rupicola*. Cette espèce, de plus, n'est pas gênée par l'influence directe de la mer.

Dans les endroits rocheux, ombragés et suintants, biotopes fréquents dans les étroits ravins qui conduisent aux petites plages de la côte, poussent des Mousses plus ou moins humides dans lesquelles se récoltent des animaux venant d'un peu partout, et surtout des sols squelettiques voisins, comme *Eobrachychthonius latior* Berlese, des *Phthiracarus* divers, des espèces hygrophiles, comme *Malaconothrus gracilis*, et enfin des espèces indifférentes comme *Tectocephus sarekensis*, *Pilogalumna ornatula* Grandjean et *Zygoribatula frisiae* qui est une espèce très commune partout dans les garrigues côtières, dans le sol comme sur les rochers.

5) LES PEUPELEMENTS DES ZONES BOISÉES

Dans les bois secs de Chêne-liège (*Quercus suber*) dont un exemple se trouve au-dessus du Laboratoire Arago (fig. 6), sur les rochers recouverts d'Hépatiques sèches ou de Lichens (*Parmelia conspersa* v. *stenophylla*, f. *hypoclista*, *Parmelia trichotera*), on récolte *Galumna tarsipennata gibbula* Grandjean, et des espèces que nous avons déjà citées maintes fois, *Platylidos scaliger*, *Camisia segnis*, *Eremaeus* sp., *Liodes theleproctus*. Dans les endroits exposés, on retrouve à nouveau *Pirnodus detectidens*.

D'une manière générale, les bois de Chêne-liège ont une microfaune arboricole et saxicole pauvre. Les écorces de Chêne-liège ne sont pas favorables à la formation de nombreux Lichens. Nous signalons toutefois dans ces écorces un peuplement très particulier constitué par le Collembole *Xenylla maritima* Tullberg; cette espèce peut pulluler dans le liège fissuré.

Les bois de Chênes verts (*Quercus ilex*) sont plus favorables parce que le couvert est plus dense et l'humidité ambiante plus élevée. Le meilleur exemple de bois de Chênes verts dans la région de Banyuls est le petit bois de la Roubire, au fond de la vallée du même nom. Dans ce bois, on récolte *Humerobates rostroramellatus* et *Dometorina plantivaga* que nous n'avons pas trouvés dans des bois plus secs, *Eremaeus monilipes*, *Eremaeus oblongus*, *Liodes theleproctus*, *Xenillus discrepans*, *Tectocephus sarekensis*, *Eremaeus* sp. et *Phauloppia lucorum*, tantôt sur les Chênes, tantôt sur les *Phyllirea angustifolia* qui accompagnent les Chênes. Les rochers recouverts de Mousses et de Lichens ont une faune voisine; nous avons récolté, par exemple, dans *Parmelia conspersa*: *Eremaeus oblongus*, *Phauloppia lucorum*, *Galumna* sp. A et *Oribatula tibialis*. Dans un autre Lichen, *Physcia ascendens* (Bitt.), très humide, *Phauloppia lucorum* et *Humerobates rostroramellatus* étaient représentés par un grand nombre d'individus et accompagnés de *Cymbaere-maues cymba* et *Oppia nova*.

D'autres bois enfin, caractérisés par un climat local relativement froid (p. 60), comme le bois de Chênes verts de Pouade (fig. 44), ont une microfaune un peu différente de celle que nous venons de signaler. Dans les Mousses recouvrant les rochers calcaires, nous avons récolté *Trimalaconothrus saxosus* (fréquent dans cette station et absent ailleurs à Banyuls), *Eremaeus hepaticus*, *Eremaeus* sp., *Tectocephus velatus*, *Carabodes minusculus*, *Vaghia simplex*, *Oribatula tibialis* et *Phauloppia lucorum*.

6) LES PEUPELEMENTS ARBORICOLES ISOLÉS

Dans toute cette région, les battages d'arbres divers ou même d'arbustes, fournissent une microfaune très homogène. Nous avons prospecté des Micocouliers (*Celtis australis*) dans la vallée de la Baillaury, des Chênes verts çà et là et surtout près du Mas Cornette, des Oliviers (*Olea europaea*), des Pins pignons (*Pinus pinea*) dans le Vall Pompo, des Chênes pubescents (*Quercus pubescens*), des Frênes (*Fraxinus oxyphylla*) et des Ormes (*Ulmus pedunculata*) près de l'ancienne mare Reig.

Sur tous ces arbres, on récolte d'une manière constante *Scapheremaues* cf. *patella* et *Micreremaues brevipes*. Ces deux espèces sont présentes à la Massane, mais y sont assez rares. Par contre dans la région de Banyuls, elles sont très abondantes et caractéristiques de ce peuplement arboricole. Elles sont accompagnées de *Pelops acromios*, *Camisia segnis*, et surtout, sur les Chênes pubescents et les Ormes, de *Zygoribatula laubieri* ssp. *meridionalis*. *Scapheremaues* cf. *patella* et *Micreremaues brevipes* se trouvent aussi sur les arbustes de la garrigue, *Pistacia lentiscus*, *Juniperus oxycedrus* et même *Ulex parviflorus*.

C. LES PEUPLEMENTS SAXICO-ARBORICOLES EN HAUTE MONTAGNE

1) LES PEUPLEMENTS DES ROCHERS NUS

Ces peuplements ne se trouvent pas dans la région subalpine, mais dans la région alpine, au-dessus de la limite supérieure des arbres. Dans les Pyrénées, nous n'avons fait que quelques prélèvements dans cette zone, au Col d'Envalira, en Andorre, vers 2 400 m d'altitude, et à la Porteille de la Grave, dans le Massif du Carlitte dans les Pyrénées-Orientales à 2 400 m également. Les rochers nus sont, comme dans la région de Banyuls-sur-Mer, peuplés quand les conditions sont favorables, par une espèce caractéristique de ces milieux, mais propre à la haute montagne, *Litholestes altitudinis* Grandjean, qui vit dans les mêmes conditions dans les Alpes. Avec elle, nous n'avons récolté que des Acariens *Trombidiidae*.

2) LES PEUPLEMENTS DES ÉPILITHES DANS LA ZONE ALPINE

Des Mousses et des Lichens se rencontrent également dans l'étage alpin. Au Col d'Envalira, nous avons prospecté les Lichens suivants : *Lecidea confluens* (Web.) Ach., *Lecidea vainioi* Magn., *Lecidea tessellata* Flt., *Lecanora polytropa* (Ehrh.) Rabh. f. *alpigena* (Ach.) Schær., *Lecanora badia* (Hoffm.) Ach. v. *cinerobadia* Harm., *Lecanora rupicola* (L.) Zahlb. et *Rhizocarpon geographicum*. Le nombre d'espèces d'Oribates n'est pas très élevé dans ces Lichens : *Phauloppia lucorum*, *Ceratoppia bipilis*, *Mycobates* sp. A et *Trichoribates* sp. C. Dans les coussinets de Mousses humides, qui se forment dans les fentes assez importantes du schiste, la faune est très mélangée, et aux espèces saxico-arboricoles comme *Gamisia horrida*, *Mycobates* sp. A, *Pseudachipteria magna*, *Eremaeus hepaticus*, *Tectocephus sarekensis* et *Tectocephus velatus*, s'ajoutent des espèces édaphiques telles que *Liochthonius scalaris* Forsslund, *Porelba spinosa* Sellnick, *Oppia quadricarinata*, etc... A la Porteille de la Grave, des *Cladonia pyxidata* mêlés à des Mousses ont fourni *Tectocephus velatus*, *Carabodes marginatus*, *Eremaeus hepaticus* et *Mycobates* sp. A. D'autres Lichens ont donné *Oribatula parisi* et *Trichoribates* sp. C. Dans les Mousses, nous avons récolté *Tectocephus velatus*, *Mycobates* sp. A et des espèces édaphiques comme *Oribatula pannonica*, *Licneremus licnophorus* et *Oppia nova*. Nous voyons donc que l'étage alpin, malgré les conditions de vie extrêmement rigoureuses qui le caractérisent, présente un peuplement d'Oribates aussi bien sur les rochers nus que dans les épilithes.

3) LES PEUPLEMENTS DES ÉPILITHES DANS LA ZONE SUBALPINE

Dans la zone subalpine, les peuplements sont beaucoup plus riches et variés. Il ne nous est malheureusement pas possible d'en-

trer dans les détails comme nous l'avons fait pour la forêt de la Massane. Nous allons donc passer rapidement en revue les principales espèces qu'on y rencontre.

Nous avons fait d'abord quelques prélèvements dans les formations de Pins sylvestres (*Pinus sylvestris*). Bien que cette espèce soit caractéristique de l'étage montagnard sec, et non pas de l'étage subalpin, elle remonte assez haut dans la région d'Orédon et remplace, dans les soulanes, le Pin à crochets. En certains endroits, les deux essences sont mélangées. Au-dessous du Lac d'Orédon, au Plat des Gendarmes (1 650 m), dans les Pins sylvestres, nous avons prospecté un certain nombre de Mousses et de Lichens. Parmi les Lichens, *Dermatocarpon miniatum* (L.) Mann. v. *complicatum* (Lightf.) Lhellb., *Umbilicaria vellea* (L.) Ach., *Parmeliopsis ambigua* (Wulf.) Nyl., *Parmelia saxatilis* (L.) Ach. et *Cladonia verticillata* Hoffm. se sont révélés les plus riches. Nous y avons récolté *Oribatula exsudans*, *Carabodes labyrinthicus*, *Carabodes marginatus*, *Calyptozetes sarekensis* Trägårdh, *Zygoribatula exilis*. Dans les Mousses *Grimmia elator* Br. et S. et *G. unicolor* Hock, nous avons retrouvé les mêmes espèces, avec en plus *Mycobates* sp. A et *Scutovertex* sp. A. Sur les Pins sylvestres, *Carabodes labyrinthicus*, *Zygoribatula exilis* et surtout *Lepidozetes singularis* constituent l'essentiel du peuplement. Les Lichens crustacés, assez nombreux dans cette station [*Aspicilia intermutans* (Nyl.) Huc, *Rinodina atrocinera* Krb., *Rhyzocarpon geographicum* (L.) DC., *Lecidea lithophiloides* Müll, Arg. *Aspicilia cinerea* (L.) Krb., *Lecanora atra* (Huds.) Ach.] n'ont fourni aucun Oribate.

Dans la zone subalpine proprement dite, la microfaune varie suivant que nous avons des endroits exposés et en lisière de forêt, ou bien des forêts de soulane ou encore des forêts d'ombrée. Dans les endroits exposés, dans des Lichens fruticuleux épais [*Sphaerophorus fragilis*] (L.) Pers, nous avons récolté *Camisia horrida*, *Eremaeus* sp., *Carabodes minusculus*, *Pseudachipteria magna*, *Chamobates* cf. *tricuspidatus* et *Zygoribatula exilis* accompagnés d'espèces édaphiques (*Damaeus clavipes* Hermann, *Suctobelba trigona*, *Oribatula tibialis*). En haute montagne, *Zygoribatula exilis* ne semble pas éviter les endroits exposés comme c'est manifestement le cas à la forêt de la Massane. C'est ainsi que nous avons récolté cette espèce accompagnée de *Camisia horrida* dans des Lichens peu développés comme *Cetraria hepatizon* (Ach.) Vain., et *Ochrolechia androgyna* (Hoffm.) Arm. On rencontre également dans ces milieux, *Cymbaeremaeus cymba*, *Caleremaeus monilipes*, *Trichoribates* sp. A, *Trichoribates* sp. C, *Calyptozetes sarekensis* et *Mycobates* sp. A.

En soulane, nous avons recueilli dans des Lichens poussant dans une zone d'écoulement sur rocher, à Orédon, *Camisia invenusta*, *Phauloppia lucorum* et surtout *Ommatocephus ocellatus*. C'est la seule station de haute montagne où nous ayons récolté cette espèce, et dans des conditions tout à fait semblables à celles dans lesquelles elle vit à la Massane.

Dans la forêt typique de Pins à crochets, dans la région d'Orédon ou à Font-Romeu, les relevés se ressemblent beaucoup. Nos

prélèvements sont particulièrement nombreux dans la forêt domaniale de Font-Romeu (fig. 7). Les rochers y sont couverts de Mousses et de nombreux Lichens variés. Parmi ces Lichens, citons *Parmelia saxatilis*, *Umbilicaria polyphylla*, *Parmelia furfuracea*, *Parmelia physodes* (L.) Ach., *Pertusaria corallina* (L.) Arm., *Lecanora cenisia* Ach., *Rhizocarpon badioatrum* (Flk.) Th. Fr., *Aspicilia caesiocinerea* (Nyl.) Arm., *Aspicilia intermutans* (Nyl.) Hue., *Aspicilia cinerea* (L.) Krb.

Parmi les Mousses, citons *Dicranum scoparium*, *Drepanocladus uncinatus* et *Pteryginandrum filiforme* var. *heteropterum*.

Les principales espèces d'Oribates récoltées sont *Camisia invenusta*, *Camisia segnis*, *Eremaeus hepaticus*, *Eremaeus oblongus*, *Eremaeus* sp., *Tectocephus velatus*, *Carabodes labyrinthicus*, *Caleremaes monilipes*, *Cymbaeremaes cymba*, *Pseudachipteria magna*, *Trichoribates* sp. B, *Trichoribates* sp. C, *Lepidozetes singularis*, *Chamobates* cf. *tricuspidatus*, *Mycobates* sp. A, *Zygoribatula exilis*, *Phauloppia lucorum* et *Phauloppia saxicola*.

Sur les Pins à crochets comme sur les Pins sylvestres, ce sont les deux espèces *Carabodes labyrinthicus* et *Lepidozetes singularis* que l'on retrouve le plus souvent dans les associations caractéristiques de Lichens : *Parmeliopsis ambigua*, *Parmelia* (*Evernia*) *furfuracea*, *Usnea caucasica* Vain., *Parmelia physodes* (L.) Ach., *Usnea hirta* (L.) Wigg.

Signalons enfin, que dans la région des Bouillouses, les Pins à crochets, près du Lac de Pradeille (2 000 m environ), nous montrent une microfaune tout à fait comparable, composée surtout de *Carabodes labyrinthicus* et de *Lepidozetes singularis* mais aussi de *Cymbaeremaes cymba*, *Trichoribates* sp. B, *Oribatula parisi* et *Phauloppia lucorum*.

D. COMPARAISONS FAUNISTIQUES ENTRE LES TROIS TYPES DE RÉGIONS

Les espèces communes aux trois régions peuvent se séparer en deux groupes. Le premier comprend la plupart des espèces que nous avons appelées les espèces indifférentes et qui se trouvent aussi bien dans les milieux édaphiques peu humides que dans les milieux saxico-arboricoles. Ce sont *Eremaeus hepaticus*, *Eremaeus* sp., *Tectocephus sarekensis*, *Tectocephus velatus* et *Scutovertex* sp. A. Le deuxième groupe d'espèces est formé d'espèces saxico-arboricoles typiques, mais qui se trouvent à la Massane dans la plupart des prélèvements, sans que l'on puisse leur trouver une préférence bien marquée. Ce sont *Camisia horrida*, *Camisia segnis*, *Trhypochthonius tectorum*, *Caleremaes monilipes*, *Eremaeus oblongus*, *Ceratoppia bipilis*, *Carabodes minusculus*, *Cymbaeremaes cymba*, *Pelops acromios*, *Phauloppia lucorum* et *Phauloppia saxicola*.

Il est tout à fait normal que ce soient ces espèces, espèces indif-

férentes ou espèces peu attachées à un habitat bien déterminé, que l'on retrouve à des altitudes différentes.

Une seule espèce, *Oribatula exsudans*, caractéristique d'un milieu bien défini à la Massane, se rencontre dans les deux autres régions. Elle y est d'ailleurs beaucoup moins abondante et fréquente qu'à la Massane. Dans les environs de Banyuls-sur-Mer, nous ne l'avons récoltée qu'une fois, et en haute montagne tous les prélèvements (au nombre de cinq) proviennent d'Orédon.

Nous pouvons aussi considérer les espèces absentes en haute montagne et présentes à Banyuls-sur-Mer et à la Massane, comme des espèces craignant plus particulièrement les températures très basses, c'est-à-dire moins anectocrymes que les autres, tout en l'étant davantage que les espèces édaphiques. Telles sont *Cosmochthonius reticulatus*, *Trimalaconothrus saxosus*, *Liodes theleproctus*, *Platyliones scaliger*, *Microzetorchestes* sp., *Xenillus discrepans*, *Scapheremaeus* sp., *Micreremus brevipes*, *Galumna* cf. *tarsipennata*, *Vaghia simplex*, *Domitorina plantivaga* et *Pirnodus detectidens*.

Par contre, les espèces absentes à Banyuls et présentes à la Massane et en haute montagne sont celles qui supportent ou ont besoin de températures assez basses. L'absence à Banyuls d'espèces réputées communes partout, comme *Trichoribates trimaculatus*, *Mycobates parmelliae*, *Lepidozetes singularis* et *Zygoribatula exilis*, est remarquable surtout pour cette dernière espèce si abondante à la forêt de la Massane.

Les espèces qui n'ont été rencontrées qu'à la Massane, qu'à Banyuls ou qu'en haute montagne sont soit des espèces très localisées, soit des espèces qui ont des besoins très particuliers.

A la Massane, *Oppia ornata*, *Parachipteria petiti*, *Sphaerozetes* sp. et *Autogneta parva*, se rencontrent toujours, nous l'avons vu, dans des habitats très épais, dans les parties sombres de la forêt. Les petits bois de Chênes-lièges ou de Chênes verts, dans la région de Banyuls comme les forêts de Pins à crochets en haute montagne, ne sont probablement pas favorables à la formation de telles associations ombrophiles. *Provertex delamarei* vit dans un biotope bien particulier. Les autres espèces ont été récoltées trop peu de fois pour que nous puissions faire une hypothèse à leur sujet. Nous pensons toutefois que *Niphocephus nivalis delamarei* doit exister en haute montagne, et qu'il nous a échappé jusqu'à présent. Des formes voisines de celle-ci (TRAVÉ, 1959, p. 487) se rencontrent très haut dans les Alpes (3 000 m).

Dans la région de Banyuls-sur-Mer, les formes halophiles comme *Haloribatula tenareae* ou *Zygoribatula laubieri* ont une répartition limitée à la bordure de la côte. Leur caractère halophile les élimine tout naturellement des autres régions prospectées.

En ce qui concerne la faune des rochers nus, et surtout les deux espèces de *Zetorchestidae*, *Saxicolestes pollinivorus* et *Litholestes altitudinis*, nous pouvons souligner la vicariance de ces deux espèces qui occupent un biotope identique à deux altitudes extrêmes. Ces espèces évitent les zones boisées. *Saxicolestes pollinivorus* a une aire de répartition assez étendue. Nous avons déjà signalé

qu'elle existe peut-être dans la région de la Massane, mais que nous n'avons récolté que des individus immatures ne pouvant être attribués avec certitude à cette espèce. Par contre, nous l'avons récoltée dans le Vallespir, tout près de Saint-Laurens-de-Cerdans, vers 700 m d'altitude, toujours sur des rochers nus. *Litholestes altitudinis*, pour sa part, a été récolté dans les Alpes à haute altitude également (2 200 m).

Le genre *Trichoribates* a un grand développement en haute montagne, puisque nous avons relevé quatre espèces dans les milieux saxico-arboricoles. Les milieux édaphiques eux-mêmes en ont de nombreux représentants.

A la Massane, nous avons récolté trois espèces de *Trichoribates* dans les milieux saxico-arboricoles, mais seulement une espèce abondante, *Trichoribates trimaculatus*. A Banyuls-sur-Mer, nous n'en avons récolté aucune espèce sur les rochers, jusqu'à présent. Ce genre paraît donc avoir une vocation montagnarde (qui n'est pas absolue puisque nous avons trouvé des *Trichoribates* dans d'autres régions méridionales).

Mycobates parmeliae et *Calyptozetes sarekensis* sont aussi des espèces vicariantes vivant dans les mêmes milieux, l'une dans la forêt de la Massane, l'autre dans la forêt de Pins à crochets. *Mycobates parmeliae* est rare en haute montagne, et nous ne l'avons placée dans notre liste, que parce que nous en avons récolté un exemplaire dans la région d'Orédon. *Calyptozetes sarekensis* est par contre très fréquent et accompagné dans ces régions d'un autre *Mycobates* (*Mycobates* sp. A). Comme nous le verrons plus loin, *Calyptozetes sarekensis* n'est pas exclusif à la haute montagne.

Signalons enfin les différences faunistiques dans les peuplements arboricoles, surtout en ce qui concerne les espèces vadrouilleuses obtenues couramment par battage. Dans la région de Banyuls-sur-Mer, les deux espèces principales sont *Scapheremaeus* cf. *patella* et *Micreremus brevipes*; en haute montagne, ce sont *Lepidozetes singularis* et *Carabodes labyrinthicus*. A la Massane, les espèces sont beaucoup plus nombreuses. Les battages fournissent surtout *Mycobates parmeliae* et *Dometorina plantivaga* dans les endroits découverts, *Humerobates rostromellatus* en sous-bois et *Xenillus discrepans*, moins fréquent mais présent partout. Nous ne revenons pas sur l'écologie de ces différentes espèces.

E. LES PEUPLEMENTS SAXICO-ARBORICOLES DANS D'AUTRES RÉGIONS

Comme nous l'avons dit au début de ce travail, nous avons fait, en dehors des trois régions principalement étudiées, divers prélèvements généralement peu nombreux, pour avoir des points de comparaison. Nous allons commenter rapidement les résultats qui nous paraissent intéressants concernant ces prélèvements, et nous comparerons aussi avec ceux qui ont été obtenus ailleurs par d'autres chercheurs.

1) AUTRES HÊTRAIES

a) *La forêt de la Sainte-Baume (Var)*

Nous n'avons fait qu'une dizaine de prélèvements à la Sainte-Baume. Nous ne pouvons donc pas dire grand chose des Oribates saxico-arboricoles de cette forêt. Elle est intéressante à comparer avec celle de la Massane, parce que toutes les deux sont des forêts méridionales avec des caractéristiques climatiques très voisines. Comme celui des Albères, le massif de la Sainte-Baume est isolé et entouré par la végétation méditerranéenne. Du point de vue substrat par contre, ces deux forêts diffèrent profondément. La Sainte-Baume s'élève, en effet, dans une région entièrement calcaire.

Quelques prélèvements effectués sur la crête et sur le flanc Sud, dénudé, n'ont pas fourni d'Oribates. Par contre, dans la forêt elle-même, les prélèvements de Mousses et de Lichens sur rochers et sur arbres, ont donné une microfaune tout à fait semblable à celle que nous récoltons à la Massane. Sur rochers, nous avons noté : *Eremaeus hepaticus*, *Eremaeus oblongus*, *Ommatocephus ocellatus*, *Caleremaeus monilipes*, *Tricheremaeus serratus*, *Tectocephus sarekensis*, *Parachipteria petiti*, *Sphaerozetes* sp. A, *Chamobates* cf. *tricuspidatus*, *Mycobates parmeliae* et *Phauloppia coineau*.

Sur les arbres, nous avons recueilli *Protocephus hericius*, *Ommatocephus ocellatus*, *Tricheremaeus serratus*, *Xenillus discrepans* et *Cymbaeremaeus cymba*.

Cette liste, forcément courte, comprend des espèces qui ont toutes été récoltées à la Massane. Signalons seulement l'abondance de *Tricheremaeus serratus* présent dans la moitié des prélèvements à la Sainte-Baume, alors que nous ne l'avons trouvé que deux fois à la Massane sur plus de 200 prélèvements.

b) *Forêt de Fontainebleau*

Un petit nombre de prélèvements recueillis par R. DAJOZ dans la Hêtraie, nous ont permis de retrouver sur les rochers et sur les arbres, dans les Lichens et les Mousses, un certain nombre d'espèces habituelles : *Camisia horrida*, *Trhypochthonius tectorum*, *Eremaeus oblongus*, *Eremaeus* sp., *Caleremaeus monilipes*, *Oppia ornata*, *Carabodes labyrinthicus*, *C. marginatus*, *Tectocephus sarekensis*, *Tectocephus velatus*, *Cymbaeremaeus cymba*, *Micreremus brevipes*, *Zygoribatula exilis*, *Phauloppia lucorum* et *Phauloppia coineau*.

A ces espèces, s'ajoutent des espèces édaphiques, ou plutôt des espèces qui sont édaphiques à la Massane, comme *Nothrus silvestris*, *Camisia spinifer*, *Nanhermannia nanus*, *Oppia minus* et *Minunthozetes pseudofusiger*.

2) AUTRES RÉGIONS MÉRIDIONALES

a) *Les Corbières*

Sur les calcaires urgo-aptiens des Corbières, nous avons retrouvé *Saxicolestes polliniborus*, l'espèce caractéristique des rochers nus, qui vit donc aussi bien sur rochers siliceux que sur rochers calcaires. Les battages d'arbres divers, Chênes verts, Genévriers, ont

fourni *Scapheremacus* cf. *patella*. Les épilithes sont moins riches qu'en terrain siliceux. Nous y avons récolté toutefois *Trichoribates trimaculatus*, *Humerobates rostromellatus*, *Galumna* cf. *tarsipennata* et *Oribatula exsudans*. Dans la zone granitique, c'est-à-dire dans le massif primaire de l'Agly, les Lichens crustacés sont comme dans les Albères peuplés par *Pirnodus detectidens*.

b) La Côte d'Azur

Nous avons fait, sur la Côte d'Azur, quelques prélèvements près de Saint-Raphaël et de Nice, surtout près du village de Sainte-Agnès (700 m). Il s'agissait de Mousses et de Lichens récoltés sur la paroi verticale exposée au Nord du grand éperon calcaire sur lequel est bâti le village. Parmi les Lichens, nous avons récolté : *Cladonia pyridata*, *Caloplaca aurantiaca* (Pers.) Hellb., *Squamarina crassa* (Huds.) Poelt (*Placodium crassum*), *Collema multifidum* (Scop.) Schaer. et *Physcia ascendens* Bitter; parmi les Mousses, *Hypnum imponens* Hedw., *Tortula muralis* Hedw. et *Barbula fallax* Hedw.

Les principaux Oribates recueillis sont : *Trhypochthonius tectorum*, *Carabodes marginatus*, *Tectocephus sarekensis*, *Tectocephus velatus*, *Scutovertex* sp. A, *Calypozetes sarekensis*, *Lepidozetes singularis* et *Phauloppia lucorum*. Sont particulièrement abondantes les deux espèces *Calypozetes sarekensis* et *Phauloppia lucorum*.

c) Iles Columbretes

Un certain nombre de prélèvements ont été effectués dans quelques îles : Giglio dans l'archipel Toscan, Majorque dans les Baléares, et surtout la petite île volcanique des Columbretes qui, étant donné sa surface réduite, a été particulièrement bien prospectée.

Ces prélèvements sont intéressants car cet îlot est entièrement soumis à l'influence de la mer. Il n'y a aucun arbre, et les Lichens poussent soit sur du tuf volcanique, soit sur du basalte vacuolaire. Les Mousses sont absentes.

La végétation est composée de Lichens et de quelques plantes halophiles (*Passerina hirsuta*, *Suaeda fruticosa*, etc...). L'entomofaune y est intéressante (ESPAÑOL, 1958, p. 3). Les Lichens y forment des peuplements caractéristiques. Parmi les Lichens crustacés abondants sur les parois exposées au Nord et au Nord-Ouest citons : *Lecanora gangaleoides* Nyl., *L. albescens* (Hoffm.) Flk., *Caloplaca dolomiticola* (Hue) A.Z., *C. aurantiaca* (Pers.) Hellb., *Aspicilia calcarea* (L.) Mudd., *Pertusaria gallica* B. de Lerch, *P. rupicola*, *Buellia canescens* (Diks.) D.N., *B. epipola* (Ach.) Klem., *B. dispersa* Mass., *Lecidea latypha* Ach. Les Lichens foliacés sont peu nombreux : *Xanthoria parietina* et *X. aureola*, qui sont mêlés aux Lichens crustacés.

Un peuplement de Lichens fruticuleux composé de *Roccella fucoides* (Neck.) Vain, *Ramalina breviuscula* Nyl. et *Ramalina polymorpha* (Lilj.) Ach. s'accroche sur les parois verticales des basaltes vacuolaires surchauffés. La microfaune vivant dans ces Lichens se trouve dans les conditions les plus rudes qui soient. Elle est soumise aux embruns et aux terribles tempêtes du Nord-Est pendant l'hiver ainsi qu'à des vents très violents. L'été l'ensoleillement y est très élevé et la sécheresse très

longue. Aussi les Oribates y sont-ils peu nombreux. *Zygoribatula frisiae insularis* y est assez abondant. Cette espèce n'est connue que des îles Columbretes et de Majorque (TRAVÉ, 1961, p. 335). Nous y avons également trouvé *Tectocephus velatus*, *Galumna* cf. *tarsipennata*, *Oribatula tibialis* et *Aphelacarus acarinus*. Des immatures appartenant à une espèce de *Truncopidae* vivaient dans *Xanthoria aureola*. Il ne s'agit pas de *Pirnodus detectidens*, mais d'une espèce ou d'un genre voisin. Nous n'avons malheureusement pu recueillir d'adultes. Remarquons la présence d'*Aphelacarus acarinus*, assez abondant dans les basaltes vacuolaires. Cette espèce vit la plupart du temps, dans nos pays, à l'intérieur des maisons. En dehors des prélèvements saxico-arboricoles, elle est également abondante aux îles Columbretes dans les cendres volcaniques qui constituent l'essentiel du sol. En dehors des Oribates, nous avons récolté des Acariens *Prostigmata* (*Bdellidae*, *Cunaxidae*, *Caeculidae*), des *Mesostigmata*, des Myriapodes (*Polyxenidae*), des Collembolles (*Xenylla*) et des Psoques.

3° COMPARAISON AVEC D'AUTRES TRAVAUX

Nous avons déjà signalé le travail du regretté Acarologue K. STRENZKE, qui a étudié l'écologie des Oribates dans les sols de l'Allemagne du Nord (1952). Cet auteur a consacré quelques pages aux associations de Mousses et de Lichens qui recouvrent les substrats rocheux. Il sépare, comme nous l'avons vu, les Oribates en deux groupes dont l'un, « hygrophile », est caractérisé par *Zygoribatula exilis*, *Minunthozetes pseudofusiger* et *Sphaerozetes piriformis* Nicolet, et l'autre « xérophile », représenté par *Scutovertex minutus*, *Trhypochthonius tectorum*, *Cymbaeremaeus cymba*, *Trichoribates trimaculatus* et *Phauloppia lucorum*. Parmi les espèces citées, nous en relevons quelques-unes signalées par nous à la Massane : *Eremaeus hepaticus*, *Camisia horrida* et *Humerobates rostromaculatus*.

Toutes les autres espèces n'ont pas été retrouvées à la Massane dans les milieux saxico-arboricoles. Nous remarquons que *Zygoribatula exilis* est placé dans un groupement d'espèces hygrophiles, alors qu'à la Massane cette espèce n'est ni xérophile ni hygrophile, et que sa répartition est surtout conditionnée par l'absence d'ensoleillement et d'imbibition. C'est pour cela qu'elle fréquente surtout les rochers en sous-bois. Autre fait à signaler, la présence sur les rochers de *Minunthozetes pseudofusiger*, espèce que nous avons toujours trouvée dans le sol ou dans les Mousses au sol, à la forêt de la Massane. Par contre, nous avons déjà signalé sa présence à Fontainebleau sur les rochers et les troncs d'arbre.

PSCHORN-WALCHER et GUNHOLD (1957, p. 342) ont étudié la microfaune des épiphytes, dans la région d'Admont en Autriche. Ils citent, parmi les Oribates, *Trhypochthonius tectorum*, *Caleremaeus monilipes*, *Eremaeus oblongus*, *Scutovertex minutus*, *Tectocephus velatus*, *Carabodes labyrinthicus*, *Zygoribatula exilis*, *Sphaerozetes piriformis*, *Chamobates tricuspidatus*, *Minunthozetes pseudofusiger* et *Mycobates parmeliae*, espèces dont nous avons déjà parlé. Comme nous l'avons déjà dit, ces auteurs ont classé les différentes espèces en quatre groupes principaux; le premier avec *Zygoribatula exilis*, *Eremaeus oblongus*, *Trichoribates trimaculatus*, se trouve aussi bien en sous-bois que sur les arbres isolés. Le deuxième comprend des espèces qui ne se trouvent que dans les endroits découverts; ce sont principalement *Trhypochthonius tectorum*,

Phauloppia lucorum et *Mycobates parmeliae* (1). Un troisième groupe comprend les espèces qui ne se rencontrent que dans la forêt, et dont la principale est *Minunthozetes pseudofusiger*, accompagnée de *Melanozetes mollicomus* C.L. Koch., *Chamobates longipilis* Willmann, *Globozetes longipilis* Willmann et *Caleremaeus monilipes*. Un quatrième groupe est composé d'espèces appartenant à d'autres peuplements, mais se trouvant accidentellement ou accessoirement dans les épiphytes. Ce sont par exemple : *Carabodes labyrinthicus*, *Tectocephus velatus*, *Scheloribates latipes* C.L. Koch. et *Oppia quadricarinata*.

Ces conclusions sont sur certains points en désaccord avec les nôtres. En effet, à la Massane, *Zygoribatula exilis* évite les endroits découverts, *Minunthozetes pseudofusiger* n'a jamais été récolté dans les épiphytes ou les épilithes, quant à *Melanozetes mollicomus*, *Chamobates longipilis* et *Globozetes longipilis*, ils n'ont jamais été récoltés dans notre région.

KLIMA (1959, p. 197) retrouve dans ces milieux les espèces classiques *Phauloppia lucorum*, *Scutovertex minutus*, *Zygoribatula exilis*, *Camisia segnis* ainsi que l'inévitable *Minunthozetes pseudofusiger*.

De son côté, en Tchecoslovaquie, M. KUNST (1959, p. 33) cite *Phauloppia lucorum*, *Eremaeus hepaticus* et *E. silvestris* Forsslund, comme caractéristiques des Lichens sur arbre, alors que *Scutovertex minutus*, *Eremaeus oblongus* et *Camisia invenusta* se rencontrent dans les Mousses de rochers. *Mycobates parmeliae* se trouve dans les deux biotopes.

TARRAS-WAHLBERG (1961, p. 42) signale dans les buissons de *Ledum palustre*, *Phauloppia lucorum*, *Pelops acromios* et surtout *Diapterobates humeralis*.

Ces quelques exemples nous montrent que des espèces qui sont saxico-arboricoles sous certains climats sont édaphiques sous d'autres climats. Mais ils nous montrent aussi qu'à côté de ces espèces, il en est d'autres qui restent fidèles à leurs milieux, bien que les conditions climatiques générales soient très différentes.

A la suite de GISIN (1943, p. 131), presque tous ces auteurs ont divisé les Oribates du point de vue écologique en trois grands groupes : euédaphon, hémiedaphon et atmobios. Dans l'euédaphon, nous trouvons les espèces franchement édaphiques. Dans l'hémiedaphon, les espèces sont réparties en trois sous-groupes : l'hémiedaphon hygrophile, qui comprend les espèces vivant dans les Mousses au sol très humides ou dans les tourbières (Sphaignes), l'hémiedaphon mésophile avec les espèces vivant dans les milieux ni trop humides ni trop secs, c'est-à-dire les Mousses au sol en forêt, ou la litière, et l'hémiedaphon xérophile avec les espèces vivant dans les Mousses et les Lichens dans les endroits secs et en particulier sur les troncs d'arbres et sur les rochers. L'atmobios comprend les espèces ne vivant pas dans les épiphytes ou dans les épilithes mais se déplaçant sur les arbres, courant sur les rochers ou sur la végétation basse.

Chez les Collemboles, GISIN a mis en évidence un certain nombre de caractères morphologiques présents dans chacun de ces groupes. Dans certains cas, toutefois, cette classification semble insuffisante

(1) Nous rectifions l'orthographe ou la synonymie de ces trois espèces nommées par les auteurs respectivement : *Trypochthonius tectorum*, *Phauloppia conformis* et *Limnozetes parmeliae*.

et CASSAGNAU (1961, p. 169) a déjà fait remarquer pour les Collembolles que les xérophiles vivent normalement à la surface d'une pellicule d'eau, dans les Lichens sur rochers.

Chez les Oribates, nous ne pensons pas que cette classification écologique puisse être utilisée. KLIMA (1956, p. 227) a en particulier tenté de mettre en évidence des caractères morphologiques correspondant à une classification du même type que celle de GISIN. Malheureusement cette classification ne tient compte que des adultes. Or, les immatures sont la plupart du temps très différents des adultes, contrairement à ce qui se passe chez les Collembolles, et jouent un rôle important dans le peuplement.

Nous n'avons pu distinguer les espèces de l'hémiédaphon xérophile de celles de l'atmobios. Nous avons montré au contraire, tout au long de ce chapitre, que la faune saxico-arboricole formait un tout homogène (mis à part un petit nombre d'espèces) bien séparé de la faune édaphique, même de celle vivant dans les couches supérieures du sol. Comme nous le verrons plus loin, les spécialisations morphologiques chez les espèces saxico-arboricoles n'intéressent, la plupart du temps, qu'un petit nombre d'espèces et portent le plus souvent sur des caractères de détail. L'état de nos connaissances sur la morphologie des Oribates en général est bien trop sommaire pour que nous puissions grouper les Oribates d'après leurs caractères écologiques et morphologiques à la fois.

V. CONCLUSIONS

1° Les Oribates saxico-arboricoles sont, à la Massane, nettement séparés des Oribates du sol. Seules, quelques espèces acceptent de vivre dans les deux milieux, mais la grande majorité est soit édaphique, soit saxicole ou arboricole. Les proportions obtenues pour chacune des catégories d'espèces (en ne tenant compte que de celles qui sont présentes dans plus de 1 % des prélèvements), sont de 68,4 % pour les espèces édaphiques, de 24,4 % pour les espèces saxico-arboricoles, et de 7,2 % pour les espèces indifférentes.

2° Les Oribates édaphiques sont composés d'une part d'Oribates inférieurs beaucoup plus grands que les Oribates saxico-arboricoles. Plus de 80 % des Oribates inférieurs trouvés à la Massane vivent dans le sol.

3° Quantitativement, les milieux saxico-arboricoles sont plus fluctuants que les milieux édaphiques. La richesse des populations sera sous la dépendance de facteurs beaucoup plus variables que dans le sol.

4° Les milieux intermédiaires auront une microfaune composée d'éléments saxico-arboricoles et d'éléments édaphiques, dont les proportions varieront suivant que le milieu intermédiaire sera plus proche de l'un ou de l'autre des deux peuplements.

5° Les épilithes abritent une faune plus riche et plus variée que les épiphytes. Un certain nombre d'espèces ne vivent que dans les épilithes, alors qu'aucune n'est exclusivement arboricole.

6° Les espèces saxico-arboricoles vivent indifféremment dans les Mousses, les Hépatiques ou les Lichens, sauf si l'habitat proprement dit constitue la nourriture. C'est ainsi qu'un certain nombre d'espèces vivent uniquement dans les Lichens parce qu'elles sont lichénophages.

7° Les peuplements saxico-arboricoles de la Massane se divisent en peuplements simples et peuplements complexes. Les premiers sont formés par des espèces ayant peu ou pas du tout d'affinités cénotiques avec les autres espèces. Les deuxièmes au contraire sont constitués par plusieurs espèces ayant entre elles une grande affinité cénotique.

8° La répartition des Oribates saxico-arboricoles et la formation de peuplements différenciés est sous la dépendance des facteurs climatiques et principalement de l'insolation. Pour comprendre ces répartitions, il faut tenir compte à la fois, de la résistance à la sécheresse et à l'imbibition, et de la résistance aux basses températures et aux fortes températures, ainsi que de l'am-

plitude et du rythme de ces différents facteurs. L'anectoxérie, l'anectohygie, l'anectothermie et l'anectocrymie plus ou moins fortes des espèces permettent d'expliquer la formation et la présence des peuplements.

9° La répartition des Oribates en altitude est sous la dépendance de la réaction des animaux vis-à-vis des basses températures, c'est-à-dire de leur anectocrymie. Un certain nombre d'espèces saxico-arboricoles sont cosmopolites. D'autres espèces sont caractéristiques d'une région donnée.

10° Des espèces peuvent être édaphiques dans une région et saxico-arboricoles dans une autre région sous l'influence de conditions microclimatiques différentes.

TROISIÈME PARTIE

**MORPHOLOGIE ET BIOLOGIE
DES ORIBATES SAXICO-ARBORICOLES**



FIGURE 45. — *Saricolestes pollinivorus* Travé (x 155) sur schiste, mangeant des grains de pollen. En haut l'adulte, en bas la tritonymphe (dessin Y. CORNEAU).

I. INTRODUCTION

Après avoir précisé les caractéristiques microclimatiques des milieux saxico-arboricoles et étudié l'écologie et la répartition des Oribates qui les peuplent, il nous reste maintenant à savoir s'ils se différencient par leur morphologie et leur biologie des Oribates édaphiques, ou si l'on préfère, s'ils présentent des caractères d'adaptation à ces milieux.

Nous avons vu que les milieux saxico-arboricoles se caractérisent, du point de vue microclimatique, par des conditions très différentes de celles qui existent dans les milieux édaphiques. Il est donc légitime de penser que les Acariens qui ont peuplé ces milieux et qui, à l'origine, sont venus du sol, ne se sont adaptés que progressivement à ces conditions de vie particulières. Ces adaptations portent tout naturellement sur la morphologie, sur la physiologie et sur la biologie de ces animaux.

Tout au début, nous nous étions seulement fixé comme but l'étude de la morphologie des Oribates saxico-arboricoles qui devait nous permettre de discerner en quoi ils diffèrent des Oribates édaphiques. Nous avons pu nous rendre compte, par la suite, qu'un certain nombre d'entre eux avaient un comportement particulier et que ce comportement était très différent suivant les espèces. Nous étions loin de penser que nous trouverions dans les milieux saxico-arboricoles, des comportements aussi divers. Nous n'avons donc pu faire que des observations peu nombreuses, car l'étude systématique des différents comportements des Oribates qui nous intéressent nous aurait entraîné beaucoup trop loin. Il en est de même, bien sûr, de l'étude physiologique de ces mêmes Oribates, qui nécessiterait à elle seule, de nombreuses années de travail.

Nous ~~pensons~~ toutefois qu'il est très intéressant de faire porter l'attention ~~sur~~ ces caractéristiques éthologiques et physiologiques, car leur étude nous permettrait de mieux comprendre les facteurs responsables de l'évolution des Oribates.

Nous allons tout d'abord, dans cette troisième partie, essayer de définir les caractéristiques faunistiques de l'ensemble des peuplements saxico-arboricoles, de façon à mieux connaître l'origine de ces peuplements et le processus de leur édification, puis nous étudierons les particularités morphologiques des espèces les plus intéressantes, et enfin, nous donnerons tous les renseignements que nous avons pu recueillir sur leur biologie, c'est-à-dire leur comportement vis-à-vis du milieu, leur nourriture et leur cycle de développement.

II. CARACTÉRISTIQUES FAUNISTIQUES DES ORIBATES SAXICO-ARBORICOLES

Toutes les familles d'Oribates n'ont pas été en mesure de s'adapter aux milieux saxico-arboricoles. Certaines familles ou même certains grand groupes n'ont aucun représentant dans les épiphytes ou les épilithes, et nous avons vu, dans un autre chapitre (p. 97), que les Oribates inférieurs étaient surtout nombreux dans le sol. Ce qui est plus curieux, c'est de voir certaines familles très voisines dont l'une a beaucoup de représentants saxico-arboricoles, alors que l'autre en a peu ou pas du tout.

Lorsque nous avons comparé du point de vue faunistique les deux faunes, nous nous sommes limité à la forêt de la Massane et ses environs. Nous allons maintenant analyser la faune saxico-arboricole dans son ensemble, en tenant compte de ce que nous avons vu dans la totalité de nos prélèvements, et de ce que nous avons relevé dans la littérature. Nous nous bornerons d'ailleurs à citer les cas qui nous paraissent les plus intéressants. Il serait beaucoup trop long de donner toutes les références que nous connaissons.

A. ORIBATES INFÉRIEURS

Parmi les *Paleacaroidea*, nous avons signalé la présence aux îles Columbretes, dans les milieux saxico-arboricoles, d'*Aphelacarus acarinus*. Il s'agit de la seule espèce signalée dans ces milieux, pour tout l'ensemble de ce groupe d'Oribates extrêmement primitif. Nous avons déjà dit que cette espèce se rencontre très souvent dans les maisons, et que la présence d'un tout petit nombre d'individus dans un prélèvement extrait au Berlese, peut être accidentelle. Ce n'est pas le cas aux îles Columbretes où les conditions de vie dans la mince couche de sol, ne doivent pas être bien différentes de ce qu'elles sont sur les rochers.

Nous avons récolté un autre Paléacaroïde dans nos prélèvements. Il s'agissait d'un prélèvement de Lichens récoltés sur un rocher granitique dans l'île de Giglio, par L.-P. KNOEPFFLER, ressemblant d'ailleurs beaucoup à ceux récoltés aux Columbretes sur basalte. Parmi les Lichens, se trouvaient en effet *Ramalina breviuscula* et *Rocella phycopsis*, qui forment l'essentiel des peuplements lichéniques sur basalte aux Columbretes. Ce Paléacaroïde appartient au genre *Acaronychus* Grandjean, et c'est une espèce nouvelle.

Ces deux cas sont les seuls que nous ayons à signaler pour les Paléacaroides, du moins dans notre zone de prospection. Ces animaux sont beaucoup plus fréquents dans les régions tropicales.

Dans le grand groupe des *Enarthronota*, les Oribates saxico-arboricoles ne sont guère plus nombreux. Nous avons déjà cité *Cosmochthonius reticulatus*, comme étant une espèce aimant avant tout les endroits secs, qu'ils soient au sol ou ailleurs. Ajoutons que *C. lanatus* (Michael) est signalé par KUNST (1959, p. 54) dans des Mousses arboricoles en Bulgarie. Il est fréquent dans les régions méridionales et se raréfie au fur et à mesure qu'on s'éloigne des régions chaudes et sèches. Comme *Aphelacarus acarinus*, il fréquente alors l'intérieur des maisons. En dehors de cette espèce, toutes les autres rencontres d'*Enarthronota* sont rares. La famille très riche des *Brachychthoniidae* a de nombreux représentants dans l'humus et la terre. On peut donc en récolter dans des prélèvements sur rochers quand ceux-ci sont accompagnés d'une quantité assez importante de terre et qu'ils se trouvent à l'abri des fortes variations de température et d'humidité, mais ces récoltes sont très faibles aussi bien par leur nombre que par le nombre d'individus qui les composent. C'est aussi dans de telles conditions que l'on récolte très rarement *Hypochthonius luteus* et *Eniochthonius grandjeani*.

Les *Parhypochthonidea* et les *Perlohmannoidea* sont exclusivement édaphiques; les *Mesoplophoroidea*, avec la seule famille des *Mesoplophoridae*, n'ont qu'une espèce assez commune en Europe, *Mesoplophora pulchra*, qui semble, d'après nos constatations, aimer surtout les milieux saproxyliques, c'est-à-dire le bois en décomposition, qu'il soit au sol ou non. C'est ainsi que nous l'avons récolté dans un prélèvement de Mousses et d'écorces sur un tronc d'arbre en décomposition.

Les *Phthiracaroidea*, avec les trois familles des *Oribotritiidae*, des *Pseudotritiidae* et des *Phthiracaridae* ont un grand nombre d'espèces vivant surtout dans la litière en voie de décomposition, ou dans des Mousses terricoles. Leurs récoltes dans les milieux saxico-arboricoles sont peu fréquentes et limitées aux épais tapis de Mousses avec beaucoup de terre. Ce sont surtout des espèces du genre *Phthiracarus* qu'on peut y rencontrer. Celles-ci sont nombreuses et difficiles à déterminer.

Le dernier grand ensemble d'Oribates inférieurs dont il nous reste à parler est celui des *Nothroidea*, le seul qui comporte des genres à tendance nettement saxico-arboricole. Cet ensemble comprend six familles : *Hermanniidae*, *Nothridae*, *Camisiidae*, *Nanhermanniidae*, *Trhypochthoniidae* et *Malaconothridae*. Deux de ces familles, les *Nothridae* et les *Nanhermanniidae* n'ont pas de représentants sur les rochers et les arbres, du moins en Europe. Les *Nanhermanniidae* vivent le plus souvent dans la terre, quelquefois assez profondément. Les *Nothridae* ont de nombreuses espèces dont les unes vivent dans la litière, les autres dans des Mousses ou des Sphaignes. Les *Hermanniidae* vivent également dans le sol, mais on en trouve quelquefois des représentants dans les milieux qui nous intéressent. Nous avons récolté *Hermannia gibba* C.L. Koch dans des Lichens et des Mousses de rochers à Orédon, dans les Hautes-Pyrénées. De leur côté, PSCHORN-WALCHER et GUNHOLT (1957, p. 346) citent *Hermannia scabra* C.L. Koch dans les Mousses de rocher en Autriche. Ce sont surtout les trois autres familles qui nous intéressent pour la faune saxico-arboricole. Les *Camisiidae* comprennent six genres, dont un, le genre *Camisia*, est abondamment représenté dans les épiphytes et les épilithes. Les trois principales espèces sont, nous l'avons dit, *Camisia horrida*, *Camisia invenusta* et *Camisia segnis*. Dans les régions que nous avons étudiées, nous n'avons récolté en tout que six espèces de *Camisia*, les trois que nous venons de citer, plus trois espèces édaphi-

ques : *Camisia spinifer*, *Camisia biverrucata* et *Camisia exuvialis* Grandjean. Cette dernière espèce n'a été récoltée qu'en haute montagne. La moitié de nos espèces de *Camisia* se trouvent donc sur les rochers et les arbres. Encore convient-il d'ajouter que *C. biverrucata* et *C. spinifer* ont été récoltés quelquefois dans ces milieux. De plus, les trois espèces saxico-arboricoles sont beaucoup plus abondantes que les autres. Dans les régions prospectées, la plus commune est *Camisia horrida*, puis vient *C. invenusta* et enfin *C. segnis*. Il est assez étonnant de constater que *C. segnis* est la moins commune de ces trois espèces. D'après GRANDJEAN, pourtant (1936, p. 38), cette espèce est plus franchement arboricole que *C. horrida*.

Dans la famille des *Trhypochthoniidae*, *Trhypochthonius tectorum* est une espèce très citée dans les milieux saxicoles. Elle n'est pas très commune dans notre région, et nous ne l'avons jamais récoltée en abondance, que ce soit à Banyuls-sur-Mer, à la Massane ou en haute montagne. *Trhypochthonius tectorum* v. *congregator* Grandjean n'a été récolté qu'une fois en Andorre. Nos prélèvements les plus riches de *T. tectorum* viennent de St-Raphaël (Var), et ils proviennent de Lichens au sol dans un endroit très sec. Les *Malacothonridae* sont intéressants en ce sens que presque toutes les espèces que nous avons trouvées vivent, soit dans des endroits très mouillés ou même immergés, soit sur des rochers supportant au contraire de longues périodes de sécheresse. Ces espèces sont typiquement des espèces résistantes qui ont su s'adapter aussi bien aux milieux très mouillés qu'aux milieux très secs et dont CASSAGNEAU (1961, p. 169) a déjà donné des exemples pour les Collemboles. A la Massane, nous avons déjà signalé la présence d'une espèce saxicole, *Trimalaconothrus saxosus*, et de deux espèces vivant dans les Mousses immergées. Nous avons trouvé en haute montagne trois autres espèces, l'une dans des Mousses sur rocher de la zone alpine, les deux autres dans des Mousses très humides. Malheureusement la systématique du genre *Trimalaconothrus* est embrouillée et nous n'avons pu nous occuper de ces différentes espèces.

Nous voyons donc que les Oribates inférieurs sont en grande majorité édaphiques. Les espèces saxico-arboricoles sont pratiquement limitées aux Nothroïdes et appartiennent aux genres *Camisia*, *Trhypochthonius* et *Trimalaconothrus*. Sur les 70 espèces saxico-arboricoles que nous avons citées pour les trois régions de Banyuls, de la Massane et de la haute montagne, nous n'avons que huit espèces d'Oribates inférieurs.

B. ORIBATES SUPÉRIEURS

Les Oribates supérieurs comprennent de nombreuses familles groupées en plusieurs sections.

1° LES OPSIOPHÉRÉDERMES

Ils ne comprennent qu'une seule famille, les *Hermanniellidae*, qui n'a aucun représentant saxico-arboricole.

2° LES EUPHÉRÉDERMES

Ils groupent actuellement treize familles caractérisées par le fait que les nymphes sont couvertes par une partie de l'exuvie des stases précédentes. C'est la partie dorsale de l'hystérosoma des stases précédentes qui est conservée sur l'hystérosoma de la nouvelle stase. Cette partie est appelée *scalp*. C'est ainsi que la protonymphe d'un Euphéréderme porte sur son dos le scalp larvaire, et que la tritonymphe porte les scalps larvaire, protonymphal et deutonymphal. Suivant les cas, l'adulte porte ou ne porte pas les scalps des stases immatures. Les Euphérédermes forment, dans l'ensemble des Oribates supérieurs, un groupe homogène. Dans ces treize familles, cinq seulement ont des représentants typiquement saxico-arboricoles, ce sont les *Liodidae*, *Cepheidae*, *Zetorchestidae*, *Eremaeidae* et *Niphocephidae*.

Les trois principales espèces européennes de *Liodidae*, *Liodes theleproctus*, *Poroliodes farinosus* et *Platylodes scaliiger* se rencontrent dans les milieux saxico-arboricoles. *Liodes theleproctus* est une espèce très fréquente aussi bien sur les arbres que sur les rochers. Dans la région de Banyuls, elle semble très commune dans les lithosols de la garrigue côtière. *Poroliodes farinosus* se rencontre plus souvent dans le sol, mais on la trouve aussi sur les grosses racines des troncs d'arbres ou dans les Mousses et les Lichens qui couvrent ces racines. Pour cette raison d'ailleurs, nous avons été amené à en parler à plusieurs reprises. *Platylodes scaliiger* se rencontre surtout sur les rochers, et nous avons déjà parlé de son écologie. Ces trois espèces ont été souvent récoltées par de nombreux auteurs dans les milieux que nous venons de signaler.

Les *Cepheidae* ont à la fois des espèces édaphiques et des espèces saxico-arboricoles. Parmi ces dernières, la plus importante est *Omma-tocephus ocellatus*. Les autres espèces ne sont pas très communes dans notre région. Nous avons toutefois récolté *Protocephus hericius* sur les troncs d'arbres. Cette espèce est d'ailleurs qualifiée d'arboricole par COOREMAN (1941, p. 2) et MICHAEL l'a découverte sur un tronc de Chêne. *Conoppia palmicinctum* (Michael) (= *C. microptera* Berlese) a été récolté et figuré (1884, pl. 14, fig. 3) par son auteur dans le Lichen *Peltigera canina*. *Cepheus cepheiformis* semble avoir été trouvé dans le sol ou sur les arbres. Personnellement, nous l'avons toujours récolté au sol et surtout dans du bois en décomposition. Il est probable que c'est dans le bois en décomposition qu'il vit, et on peut le trouver aussi bien au sol que sur un tronc d'arbre mort sur pied. *Tritegeus bisulcatus* Grandjean vit dans des Mousses au sol et n'est pas une espèce très commune. Il en est de même de *Euplerotegeus ornatus* Berlese qui vit également au sol.

Dans les *Cepheidae*, nous avons donc une espèce franchement saxico-arboricole, alors que toutes les autres espèces semblent vivre dans des milieux divers, mal précisés de toutes façons.

Les *Zetorchestidae* se présentent comme une des familles les plus importantes dans les milieux étudiés. C'est une famille très curieuse, dont les cinq genres connus, *Zetorchestes*, *Microzetorchestes*, *Belorchestes*, *Litholestes* et *Saxicolestes* ont tous des particularités morphologiques intéressantes. *Zetorchestes*, *Microzetorchestes* et *Belorchestes*, sont parmi les rares Oribates sauteurs.

Les espèces du genre *Zetorchestes* vivent au sol, dans la litière ou les Mousses. Toutefois, KUNST (1959, p. 66) a récolté *Zetorchestes fla-*

brarius Grandjean dans des Mousses sèches sur pierres calcaires. *Microzetorchestes* vit au sol. Nous avons récolté dans les milieux saxico-arboricoles, des stases immatures ressemblant à celles de *Microzetorchestes*, mais qui sont peut-être celles d'un nouveau genre dont nous avons récolté quelques exemplaires seulement.

Les trois autres genres sont parmi les mieux adaptés à la vie saxicole. Nous verrons par ailleurs que cette adaptation est plus ou moins poussée, mais qu'elle intéresse la morphologie aussi bien que la biologie de ces intéressants Oribates qui ont surtout été étudiés par GRANDJEAN (1951, p. 1, 1956, p. 205 et 1957, p. 148).

Les *Eremaeidae* qui ne groupent provisoirement que les deux genres *Eremaeus* et *Tricheremaeus* sont bien représentés. *Tricheremaeus* n'a que deux espèces connues, toutes deux saxico-arboricoles. Ces Acariens n'ont pas été souvent cités, et pourtant *T. serratus* est très commun dans certaines forêts (par exemple la Sainte-Baume).

Eremaeus, au contraire, a des espèces très communes comme *Eremaeus hepaticus* et *Eremaeus oblongus*. Une troisième forme qui nous semble être un hybride entre les deux espèces communes est également très abondante. Comme nous l'avons déjà dit, *Eremaeus hepaticus* est une espèce indifférente qui se rencontre partout, avec une légère prédominance pour la zone superficielle du sol. Elle est quelquefois très commune dans les Mousses saxicoles. La forme intermédiaire que nous avons appelée *Eremaeus* sp. n'a pas de préférence bien marquée. Au contraire *Eremaeus oblongus* est nettement saxico-arboricole. De nombreuses espèces d'*Eremaeus* ont été décrites ces dernières années. *Eremaeus silvestris* Forsslund nous semble très proche de ce que nous appelons *Eremaeus* sp. Cette espèce est également récoltée aussi bien sur les écorces d'arbres (Sapins, Pins) que dans les couches supérieures du sol ou les débris végétaux. KUNST a décrit trois espèces, *E. valkanovi* (1957, p. 146, fig. 6), *E. areolatus* et *E. fossulatus* (1959, p. 61, figs. 5-6). Les deux premières ont été récoltées dans les Mousses sur Chêne, la dernière dans des Mousses sèches sur rocher calcaire. Nous devons donc considérer les *Eremaeus* comme des espèces résistantes, pouvant généralement se rencontrer au sol dans des endroits assez secs, ou dans les milieux saxico-arboricoles. Comme nous l'avons déjà signalé, nous préférons le terme de résistant à celui de xérophile, généralement employé par la plupart des auteurs pour qualifier ce type d'espèces. Près des *Eremaeidae*, le genre *Caleremaeus* n'a pas été suffisamment étudié pour que nous puissions savoir dans quelle famille il doit être classé. La seule espèce connue, *C. monilipes* est franchement saxico-arboricole, et surtout saxicole. Nous ne l'avons jamais récoltée au sol. Signalons toutefois que certains auteurs (MARKEL, 1958, p. 478, par exemple) l'ont trouvée dans de l'humus.

Les *Niphocephidae* enfin, avec le seul genre *Niphocephus*, sont peu abondants. *Niphocephus nivalis delamarei* a toujours été récolté dans sa station typique (la Massane), sur les rochers. Les autres familles d'Euphérédermes n'ont pratiquement pas d'espèces saxico-arboricoles. Certaines de ces familles sont pourtant très riches en genres et en espèces comme les *Belbidae* par exemple.

3° LES APHÉRÉDERMES se différencient des Oribates supérieurs dont nous venons de parler, par le fait que les stases immatures ne gardent pas les scalps des stases précédentes. Groupant de très

nombreuses familles, on peut les diviser en deux grandes catégories, les *Pycnonotiques* et les *Poronotiques*.

a) *Les Pycnonotiques*

Les adultes n'ont pas d'aires poreuses au notogaster; dans ce groupe très hétérogène, nous aurons, comme chez les Euphérédermes, certaines familles dont les représentants se seront adaptés à la vie saxico-arboricole, et d'autres familles au contraire qui ne seront pas représentées, ou très peu dans ces milieux.

Les *Ceratoppiidae*, avec le seul genre *Ceratoppia*, sont peu nombreux. Dans nos prélèvements nous n'avons recueilli que *Ceratoppia bipilis*, espèce très variable suivant les biotopes et qui vit aussi bien dans les milieux superficiels du sol, à condition qu'ils soient assez secs, que dans les épilithes ou les épiphytes (GRANDJEAN, 1936, p. 71). Nous l'avons surtout récoltée dans ces derniers milieux et nous l'avons considérée à la Massane comme une espèce saxico-arboricole.

Les *Liacaridae* comportent trois genres, *Liacarus*, *Adoristes* et *Xenillus*. Les deux premiers ne se rencontrent que rarement dans les prélèvements saxico-arboricoles. Leurs espèces vivent surtout dans la litière et les Mousses au sol, mais sont des xylophages. Par contre *Xenillus* a une espèce typiquement arboricole, *X. discrepans*. Les deux autres espèces fréquentes dans nos régions, *X. clypeator* et *X. tegeocranus* se rencontrent surtout dans la litière. Dans d'autres régions, *X. clypeator* vit sur les arbres (GRANDJEAN, 1945, p. 323); et il est curieux de constater qu'il est remplacé à la Massane par *X. discrepans*, alors qu'ailleurs les deux espèces sont souvent mélangées.

Les *Carabodidae* comprennent deux genres, *Odontocephus* avec une espèce commune *O. elongatus*, vivant surtout dans la litière ou les Mousses au sol, dans le bois mort, et que l'on rencontre quelquefois dans des Mousses et des Lichens sur rocher, et *Carabodes*, riche en espèces. Nous en avons récolté sept dans notre région, dont six à la Massane. Trois de ces espèces se rencontrent, nous l'avons vu, dans les milieux saxico-arboricoles : *C. labyrinthicus*, *C. minusculus* et *C. marginatus*. Ces trois espèces peuvent également se trouver dans des prélèvements édaphiques, surtout la dernière espèce que nous avons considérée comme une espèce indifférente. Les *Carabodidae*, de par la nature de leurs téguments, sont des Oribates très résistants et ils ne semblent pas très attachés à leurs milieux. Les *Carabodes*, et surtout *Carabodes minusculus*, peuvent pulluler dans certains prélèvements.

Les *Tectocephidae*, comme les *Carabodidae*, vivent volontiers dans les milieux saxico-arboricoles, mais aussi dans les milieux édaphiques. On les rencontre dans les endroits secs comme dans les endroits très mouillés, et il s'agit en fait d'espèces très résistantes. Les différentes espèces se ressemblent beaucoup et ne sont pas toujours faciles à distinguer. Les individus sont nombreux dans les prélèvements, et plusieurs espèces peuvent cohabiter. Nous avons pu toutefois constater que *T. sarekensis* est beaucoup plus commun sur les rochers que *T. velatus*, alors que la plus petite espèce, *T. cuspidentatus* (ou *T. minor* ?) ne se rencontrait, elle, que dans le sol.

Les *Cymbaeremaeidae*, par contre, sont des Oribates indiscutablement saxico-arboricoles. *Cymbaeremaeus cymba*, l'espèce commune du genre est, nous l'avons vu, une des plus fréquentes à la forêt de la Massane. Elle l'est moins dans la région de Banyuls et en haute montagne.

Le genre *Scapheremaeus* a de nombreuses espèces. Certaines habi-

tent les milieux superficiels du sol, comme *S. palustris* qui vit dans les étangs et les marais. Dans les milieux saxico-arboricoles, nous avons récolté fréquemment *S. cf. patella*. Peu commune à la Massane, elle est abondante dans la région de Banyuls-sur-Mer ainsi que dans les forêts de Chênes pubescents (Sahorre), de Pins de Salzmann (Vernet-les-Bains), et de Châtaigniers. Récoltée à la Massane surtout sur les rochers, elle fréquente partout ailleurs les troncs et les branches d'arbres. Une autre espèce, *S. petrophagus* Banks., vit en Amérique du Nord, dans les Lichens crustacés poussant sur parois calcaires sous les cascades (JACOT, 1934, p. 462).

La famille voisine des *Micreremidae* comprend le seul genre *Micreremus* et la seule espèce *M. brevipes* qui ne se rencontre qu'exceptionnellement en dehors des milieux saxico-arboricoles. Dans sa description originale, MICHAEL (1887, p. 478), signale déjà son extrême abondance dans le feuillage des arbres, et particulièrement des Chênes au mois de mai. Comme pour *Scapheremaeus cf. patella*, cette espèce a été récoltée sur rocher à la Massane, et surtout sur les arbres ailleurs. Leur aire de dispersion semble coïncider d'ailleurs et nous avons vu qu'on les rencontrait souvent ensemble dans la région de Banyuls-sur-Mer.

Toutes les autres familles de Pycnonotiques n'ont pas, ou peu, de représentants dans les milieux qui nous intéressent. La famille des *Opiidae*, certainement la plus riche en espèces et en individus, dans les faunes européennes, n'a dans nos régions, qu'une seule espèce caractéristique de ces milieux, *Oppia ornata*. Cette espèce semble d'ailleurs avoir des biotopes divers. En Hollande, VAN DER HAMMEN (1952, p. 56) l'a récoltée dans la litière et dans les Mousses au sol, dans les Mousses au pied des arbres, sur les murs, sur des berges de ruisseaux, etc... KUNST la signale sous le nom de *O. tricarinata* Paoli (1959, p. 59) des Mousses sur Chêne en Bulgarie. Toutes les autres espèces d'*Oppia* sont édaphiques, ou ne se rencontrent que rarement dans les milieux saxico-arboricoles, et seulement lorsque ceux-ci présentent une épaisseur assez grande. Les principales dans ce cas sont *Oppia quadricarinata* et *Oppia* groupe *bicarinata*. Ces espèces se trouvent en grande quantité dans les milieux humiques à éléments minéraux fins. On les retrouve donc dans les habitats qui présentent avant tout ces conditions. Ceci nous montre que bien souvent, la profondeur dans le sol et tous les éléments microclimatiques qui s'y ajoutent, ne jouent pas le principal rôle. *Oppia nitens* est une espèce qui vit au sol dans la litière plus ou moins décomposée ou dans les Mousses, et nous ne l'avons jamais rencontrée dans les milieux saxico-arboricoles. Par contre, les deux espèces que nous y trouvons quelquefois, vivent normalement dans le sol, dans des couches nettement plus profondes. Les *Suctobelbidae*, très nombreux également, se rencontrent avec les petites formes d'*Opiidae* dans les mêmes biotopes. Leur mode de vie par contre, doit être assez différent si l'on en juge par la forme particulière des mandibules. Les *Suctobelba*, formes typiquement édaphiques, se rencontrent quelquefois sur les rochers comme les deux *Oppia* que nous avons signalées. Celle que l'on y rencontre le plus souvent est *Suctobelba trigona* qui est aussi la plus commune dans le sol. Les *Autognetidae* récemment étudiés par GRANDJEAN (1960, p. 346 et p. 5) semblent affectionner les milieux contenant du bois en décomposition, les Mousses ou les Lichens au sol, les débris végétaux. Nous avons récolté assez souvent *Autogneta parva* dans les Mousses sur rocher. Ces Oribates ont une répartition assez diffuse, et sont souvent localisés.

Les *Hydrozetidae* et les *Ameronothridae* vivent, les uns dans les plantes (Mousses, Phanérogames) immergées des étangs ou des rivières,

les autres dans les Algues ou les Lichens de la zone intercotidale. Comme ces habitats se rencontrent souvent sur des substrats rocheux, nous pouvons signaler certaines formes parmi les espèces saxicoles. Nous n'avons pas récolté d'*Hydrozetes* à la Massane, mais dans des Hépatiques Marchantiales dans le Ravanel, près de Collioure et dans des Mousses aquatiques dans les Corbières (Villeneuve-les-Corbières, Aude). Dans les deux cas, il s'agissait d'*Hydrozetes lemnae* Coggi. Les *Ameronothridae* sont absents des milieux marins à Banyuls où nous les avons cherchés dans les Algues de la zone littorale. Nous avons, par contre, récolté *Ameronothrus maculatus* (Michael) dans les gorges de la Fou près de Corsavy, bien loin de la mer, et nous doutons fort de son halophilie pourtant réputée. Notre récolte sur rocher calcaire était constituée d'Algues unicellulaires, et le lieu, gorges très étroites, obscures et à degré hygrométrique toujours voisin de 100, ne rappelle que de très loin les conditions de vie dans la zone littorale. Il est vrai que de son côté, STRENZKE l'a récolté dans des Mousses très sèches sur des murs verticaux (1952, p. 119).

b) Les Poronotiques

Ils constituent le deuxième grand groupe des Aphérédernes. Ils peuvent être divisés, d'après la structure de leurs nymphes, en trois groupes : ceux qui ont des nymphes plissées, ceux qui ont des nymphes à grands sclérites dorsaux, et ceux qui ont des nymphes à tout petits sclérites dorsaux, autour des poils du notogaster.

Les Poronotiques à nymphes plissées doivent être réunis à certaines familles de *Pycnonotiques* comme les *Tectocephidae*, les *Cymbaeremidae*, les *Micreremidae* ou les *Ameronothridae* dont nous avons déjà parlé. Ils comprennent six familles : *Licneremaeidae*, *Scutovertexidae*, *Passalozetidae*, *Achipteriidae*, *Tegoribatidae* et *Pelopsidae*. Les *Licneremidae* et les *Tegoribatidae* sont édaphiques. Les autres familles ont des représentants saxico-arboricoles. Dans les *Scutovertexidae*, les genres *Scutovertex* et *Provertex* sont intéressants. Le genre *Provertex*, classé provisoirement dans les *Scutovertexidae*, est mal connu (TRAVÉ, 1962). Nous avons déjà noté l'importance de *Provertex delamarei* dans certains peuplement saxicoles de la forêt de la Massane. Nous connaissons plusieurs autres espèces vivant dans des milieux très voisins, aussi bien dans les régions méridionales que dans les régions de montagne. Ces espèces n'ont pas encore été étudiées, mais d'ores et déjà nous pouvons dire que *Provertex* est un genre typiquement saxicole. Les exemplaires de l'espèce type de ce genre, *P. kuhnelti*, peu nombreux, ont été récoltés au sol. Nous pensons que ces récoltes ont été accidentelles, et que ces Oribates doivent être abondants dans les Lichens saxicoles voisins des endroits où ont été réalisées ces récoltes (MHELIC, 1959, p. 366 et SCHUSTER, 1961, p. 78). Les espèces du genre *Scutovertex* sont dans le même cas que les *Tectocephus* ou les *Eremaeus*. Ce sont des espèces résistantes qui se rencontrent dans les milieux susceptibles d'être soumis à de fortes dessiccations aussi bien au sol que sur les rochers ou les arbres.

Les nombreuses espèces du genre unique *Passalozetes* (*Passalozetidae*) peuplent, dans la région méditerranéenne, des lithosols soumis à l'insolation et à la sécheresse, des sols salés dans les régions des étangs côtiers, et des milieux saxico-arboricoles. Beaucoup de ces espèces sont taxées d'halophilie. Nous en avons récolté une dans la région de Banyuls, qui semble vivre comme *Saxicolestes pollinivorus*, c'est-à-dire sur les rochers nus à la recherche de grains de pollen.

Les *Achipteriidae* comprennent de nombreuses espèces générale-

ment édaphiques. *Parachipteria petiti* et *Pseudachipteria magna* sont dans nos régions nettement saxico-arboricoles, s'opposant par leur écologie aux espèces très communes de la litière : *Achipteria coleoptrata* et *Cerachipteria digita*. *Achipteria italica*, *Achipteria nilens* et *Parachipteria punctata* se rencontrent aussi, dans nos régions, plus souvent au sol que sur les arbres ou les rochers. Nous relevons dans l'ensemble de cette famille, une tendance à l'occupation des milieux aériens. *Parachipteria punctata* est citée d'Autriche (PSCHORN-WALCHER et GUNHOLD, 1957, p. 347) et d'Amérique du Nord (SENGBUSCH, 1957, p. 132) dans les Lichens et Mousses arboricoles. Ce dernier auteur cite également, dans le même milieu, *Parachipteria willmanni* v. d. HAMMEN et *Anachipteria latitectus* (Berlese).

Les *Pelopsidae* enfin, avec le genre *Pelops*, aux espèces nombreuses et mal définies, sont représentés dans les milieux saxico-arboricoles surtout par *Pelops acromios* ou plutôt par le groupe de formes qui se rattachent à cette espèce.

Les Poronotiques dont les nymphes ont de grands sclérites sur le notogaster, comprennent six grandes familles : *Ceratozetidae*, *Euzetidae*, *Mycobatidae*, *Chamobatidae*, *Galumnidae* et *Parakalumnidae*.

Les *Ceratozetidae* groupent provisoirement un nombre important de genres très différents les uns des autres, et cette famille devra être divisée par la suite. Parmi ces genres, quatre seulement ont des représentants saxico-arboricoles dans notre région : *Sphaerozetes*, *Humerobates*, *Diapterobates* et *Trichoribates*.

Diapterobates humeralis est considéré par GRANDJEAN (1936, p. 82) comme un Oribate arboricole, très commun dans les buissons, les arbustes et les haies, dans les endroits humides et marécageux de préférence. Nous n'avons récolté cette espèce qu'une fois, sur les Châtaigniers. Elle est donc rare dans les Pyrénées-Orientales.

Nous avons déjà insisté sur l'importance de *Trichoribates* dans les associations de haute montagne. *Trichoribates trimaculatus* se rencontre quelquefois à la Massane dans la litière ou les Mousses au sol, mais est surtout saxico-arboricole. Dans d'autres régions, les récoltes au sol sont plus fréquentes. D'autres espèces ont été signalées dans les milieux saxico-arboricoles. *T. monticola* Tragardh vit en Laponie dans les Mousses et les Lichens sur rocher et sur arbre (DALENIUS, 1960, p. 98). *Sphaerozetes* est représenté par une espèce à la Massane. Les deux principales espèces de ce genre *S. piriformis* Nicolet et *S. orbicularis* C. L. Koch, nous paraissent très proches et sont souvent citées des milieux saxico-arboricoles. Nous ne pouvons nommer notre espèce à cause de la confusion qui règne dans la systématique de ce genre. *Humerobates rostrrolamellatus* est, nous l'avons vu, une espèce caractéristique. C'est la seule espèce européenne, mais nous devons signaler la présence sur les arbres d'un *H. arborea* Banks, en Amérique du Nord.

Parmi les *Mycobatidae*, les deux genres *Mycobates* et *Calyptozetes* vivent dans les milieux saxico-arboricoles, alors que *Punctoribates* et *Minunthozetes* vivent au sol, du moins à la Massane. Nous avons vu que dans d'autres régions, situées plus au Nord, *Minunthozetes pseudofusiger* s'installe dans les milieux saxico-arboricoles.

Les *Chamobatidae*, représentés surtout par le genre *Chamobates* sont riches en espèces, et comme c'est souvent le cas alors, difficiles sinon impossibles à déterminer. Sur les six espèces recueillies dans notre région, une, *C. cf. tricuspидatus*, est nettement saxico-arboricole. Une deuxième, proche de *C. voigtsi* Oudemans, est indifférente; les autres ont une préférence pour les milieux du sol. Dans la littérature, cette dernière espèce a été également citée sur arbre (KUNST, 1957, p. 156) en Bulgarie.

D'autres *Chamobates* ont été trouvés dans ces milieux, comme par exemple *Chamobates interpositus* PSCHORN-WALCHER (1953, p. 332).

Les *Galumnidae* sont également très nombreux. Beaucoup d'espèces sont édaphiques, mais quelques-unes sont intéressantes pour les milieux saxico-arboricoles. La principale que nous ayons récoltée, *Galumna* cf. *tarsipennata*, vit dans la région de Banyuls-sur-Mer, dans les Mousses et Lichens saxicoles. Elle n'hésite pas à déambuler à la recherche de sa nourriture préférée, les grains de pollen, sur les rochers ensoleillés. *Galumna tarsipennata gibbula* Grandjean se récolte fréquemment à Banyuls-sur-Mer, dans les Mousses humides sur rocher. Dans la littérature, les citations sont nombreuses. *Galumna alatus* Hermann s'accommode de conditions variées; Mousses à terre ou à la base des arbres, écorces de Saule (GRANDJEAN, 1936, p. 103). KUNST signale *Acrogalumna longiplumus* (Berlese), dans les Mousses humides sur rocher en Bulgarie (1959, p. 72).

Ajoutons à ces Oribates poronotiques à grands sclérites dorsaux, la famille isolée des *Oribatellidae* qui n'a pas de représentants saxico-arboricoles et le genre *Lepidozetes*, non classé pour l'instant. La principale espèce, *Lepidozetes singularis* ne vit que sur les rochers et les arbres, sur ces derniers surtout.

Les Oribates poronotiques à nymphes à microscélrites, appelés aussi *Excentrosclerosae*, comprennent, en Europe, quatre familles principales, très voisines morphologiquement, les *Haplozetidae*, les *Scheloribatidae*, les *Oribatulidae* et les *Truncopidae*. Bien que très proches, ces familles ne réagissent pas de la même façon vis-à-vis des biotopes qui sont à leur disposition.

Les *Haplozetidae* n'ont pas d'espèces nettement saxico-arboricoles. *Haplozetes vindobonensis* est une espèce très commune à la Massane dans les milieux édaphiques, mais nous ne l'avons jamais récoltée dans les milieux saxico-arboricoles. Nous relevons pourtant dans la littérature quelques citations : *Peloribates pilosus* Hammer, récolté par SENGBUSCH (1957, p. 133) dans des Mousses saxicoles et *Protoribates badensis* Sellnick trouvé par KUNST (1959, p. 71) dans des Mousses sur Chêne en Bulgarie. Ces espèces ont été récoltées également au sol et pour l'instant nous ne pouvons citer aucun *Haplozetidae* vraiment saxico-arboricole.

La grande majorité des *Scheloribatidae* vit également dans les milieux édaphiques, où les espèces de *Scheloribates* sont particulièrement nombreuses, mais les citations relatives aux récoltes saxico-arboricoles sont abondantes. Dans nos régions nous avons récolté avant tout *Domotorina plantivaga*. Nous avons également signalé les présences de *Paraleius leontonycha* et *Metaleius strenzkei* dans les bois morts en cours de décomposition. Ces espèces se retrouvent parfois dans les Mousses qui couvrent les écorces. Une petite espèce *Liebstadia humerata* se récolte assez souvent dans les mêmes milieux, mais aussi au sol. Par contre *Hemileius initialis* et *Scheloribates laevigatus* se rencontrent plutôt dans le sol. *Haloribatula tenareae* n'a été trouvé, bien entendu, que sur les rochers littoraux. En dehors de notre région, nous pouvons citer *Siculobata sicula* (Berlese) qui vit sur les citronniers et les orangers dans les régions méridionales (Sicile et Algérie) ainsi que *Domotorina saxicola* Grandjean récolté en Suisse et en Corse dans des Lichens sur rocher.

Les *Oribatulidae* ont de nombreux représentants dans les milieux saxico-arboricoles, et c'est probablement la famille la plus riche (TRAVÉ, 1961, p. 313). Nous avons récolté 14 espèces ou sous-

espèces dans notre zone de prospection, dont 10 sont saxicoles ou arboricoles :

Oribatula exsudans, *O. parisi*, *Zygoribatula exilis*, *Zygoribatula laubieri*, *Z. laubieri meridionalis*, *Z. frisiae insularis*, *Phauloppia lucorum*, *P. coineani*, *P. knoeppfleri*, et *P. saxicola*. Deux espèces seulement étaient connues, avant nos recherches : *Z. exilis* et *P. lucorum*.

Les quatre autres espèces, *Oribatula tibialis*, *O. pannonica*, *Zygoribatula frisiae* et *Z. exarata* se rencontrent surtout au sol, mais peuvent également vivre dans les épiphytes ou les épilithes. Nous relevons aussi dans la littérature *Oribatula* (*Zygoribatula*) *saxicola* Kunst trouvé sur des rochers en Bulgarie, *Zygoribatula brevisetosa* Ewing cité, ainsi que *Z. clavata* Ewing, comme arboricole par WOOLLEY (1961, p. 10). Une espèce, *Zygoribatula thalassophila* Grandjean, a été récoltée en Bretagne sur les rochers couverts de Lichens et mis à découvert à marée basse dans la zone intercoditale. Nous pourrions encore allonger cette liste d'*Oribatulidae* saxico-arboricoles.

Les *Truncopidae* enfin sont encore mal connus, mais quelques espèces sont parmi les plus intéressantes. Nous avons déjà parlé de *Pirnodus detectidens* habitant les Lichens crustacés. Une autre espèce, *Cryptoribatula taishanensis* Jacot, a été découverte en Chine dans des conditions tout à fait semblables. *Oripoda elongata* Banks est une espèce très mal connue mais qui a été signalée en Amérique du Nord dans les galles sur des rameaux d'Ormes. Il est probable qu'on la trouverait si on cherchait dans les Lichens couvrant ces rameaux, dans la région où elle a été signalée.

D'autres *Excentrosclerosae* tropicaux sont des saxico-arboricoles. Tel est le cas de plusieurs *Mochlozetidae* (GRANDJEAN, 1960, p. 101), de *Sellnickia caudata* (Mich.) (GRANDJEAN, 1958, p. 30) et de certains *Nasozetes* (GRANDJEAN, 1959, p. 362).

Nous voyons donc, en examinant les différentes familles d'Oribates, que les unes ont très peu de représentants dans les milieux saxico-arboricoles, alors que d'autres au contraire, se sont adaptées très efficacement à ces milieux et fournissent l'essentiel de ces peuplements originaux.

Nous allons voir maintenant si ces différentes familles et si ces espèces présentent des caractéristiques morphologiques qui les différencient de l'ensemble des Oribates édaphiques.

III. CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES DES ORIBATES SAXICO-ARBORICOLES

Nous avons vu que les Oribates saxico-arboricoles sont constitués d'une part par des espèces vivant aussi dans les milieux édaphiques, ou par des espèces ayant des proches parents dans ces milieux, et, d'autre part, par des espèces particulières aux milieux saxicoles et arboricoles.

Seules, les espèces appartenant à ce deuxième groupe seront susceptibles de présenter des caractères particuliers en corrélation avec leur mode de vie. Nous donnerons donc dans ce chapitre d'abord les caractéristiques générales de chaque élément morphologique, puis les cas particuliers qui n'existent que dans les formes les plus originales de la microfaune saxico-arboricole.

A. FORME ET ALLURE GÉNÉRALE

Le plus grand nombre d'espèces n'a rien de particulier au sujet de la forme générale du corps. Il convient de signaler pourtant l'absence d'animaux à pattes très longues. Les Oribates à pattes longues se rencontrent surtout dans les *Gymnodamaeidae* et les *Belbidae*. Parmi ces derniers, certaines espèces du genre *Damaeus* ont des pattes plus longues que le corps, souvent deux fois plus longues, et quelquefois davantage. Nous avons déjà dit que nous pensions que de tels animaux étaient éliminés des milieux saxico-arboricoles à cause de la longueur de leurs pattes. Ils sont, par contre, nombreux dans les litières et les milieux superficiels du sol. Parmi les espèces saxico-arboricoles, quelques-unes ont pourtant des pattes assez longues, telles *Phauloppia lucorum*, *Vaghia simplex*, *Ceratoppia bipilis* ou *Sphaerozetes* sp. Par contre, certaines ont des pattes nettement plus courtes et robustes que la moyenne comme *Cymbaeremaeus cymba*, *Scapheremaeus* cf. *patella*, ou *Micreremus brevipes*. Les pattes jouent un grand rôle chez les animaux obligés de s'agripper fortement. Nous les étudierons en détail plus loin. Le caractère le plus intéressant est l'aplatissement qui affecte les *Zetorchestidae* vivant sur les rochers nus. Cet aplatissement est amorcé chez *Saxicolestes*, mais il est surtout visible chez *Belorchestes planatus* et *Litholestes altitudinis*. Il s'agit là d'une particularité très rare de la forme générale du corps (GRANDJEAN, 1951, p. 21).

L'allure générale est variable. Certaines espèces sont très lentes (les *Camisiidae*, les *Liodidae*, *Ommatocephus ocellatus*), d'autres au contraire se déplacent rapidement (*Oribatulidae*, *Galumnidae*, *Zetorchestidae*). La lenteur et la rapidité sont d'ailleurs des caractères familiaux, et les *Camisiidae* qui vivent dans le sol, marchent tout aussi lentement que ceux qui vivent sur les arbres, alors que les *Oribatulidae* sont toujours rapides.

B. TAILLE

Dans leur ensemble, les Oribates saxico-arboricoles sont de taille moyenne ou grande. Les petites espèces ne sont pas communes. La différence avec les espèces édaphiques est assez nettement marquée. Le plus grand nombre d'espèces mesure à la stase adulte entre 300 et 600 μ . C'est ce que nous pouvons considérer comme la taille moyenne des Oribates avec les espèces plutôt petites mesurant entre 300 et 450 μ , et les espèces plutôt grandes entre 450 et 600 μ . Il est impossible de faire des séparations rigides, car la taille des Oribates est bien souvent variable pour une même espèce. *Phauloppia lucorum*, par exemple, a des mâles qui mesurent 560 μ , alors que les grosses femelles atteignent 900 μ . Des variations de l'ordre de 50 μ sont courantes chez les espèces moyennes. C'est pour cela que nous préférons faire une grande classe moyenne entre 300 et 600 μ , les espèces inférieures à 300 μ étant les espèces petites et les espèces supérieures à 600 μ les espèces grandes. Nous n'avons que deux espèces mesurant moins de 300 μ : *Autogneta parva* et *Oppia ornata*. Quelques exemplaires d'espèces dépassant généralement 300 μ peuvent quelquefois être légèrement inférieurs à cette taille, comme par exemple *Micreremus brevipes* et *Belorchestes gebennicus*. 44 espèces sur les 70 considérées mesurent entre 300 et 600 μ . Parmi ces espèces, une quinzaine seulement ne dépassent pas 450 μ , toutes les autres étant généralement supérieures à cette taille. Les 24 espèces restantes ont une taille supérieure à 600 μ , six d'entre elles (*Camisia horrida*, *Liodes theleproctus*, *Poroliodes farinosus*, *Platyliodes scaliger*, *Niphocephus nivalis delamarei* et *Xenillus discrepans*) pouvant atteindre ou dépasser un mm. Le record de grosseur est atteint par *Liodes theleproctus* avec 1,5 mm.

C. DIMORPHISME SEXUEL

Le cas le plus fréquent chez les Oribates est l'absence de dimorphisme sexuel. Généralement les mâles sont de taille plus petite que les femelles, mais aucune dissemblance n'accompagne cette

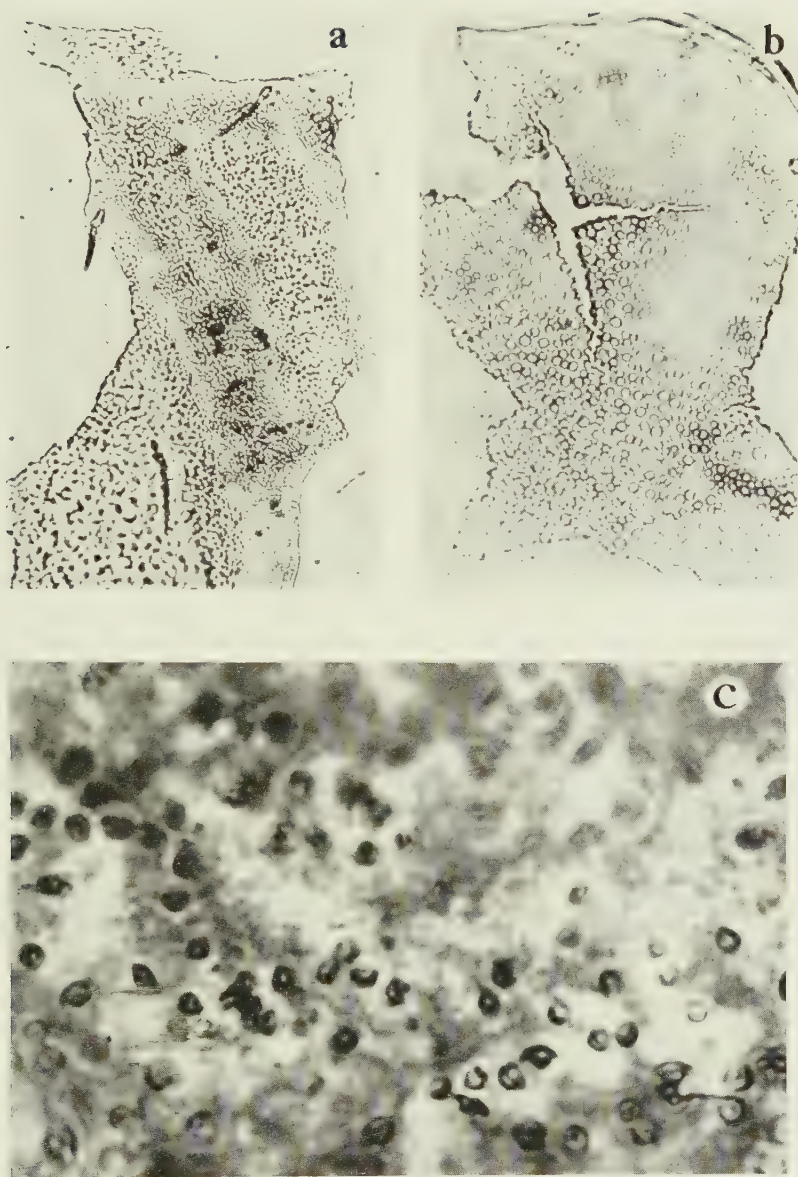


FIGURE 46. — Quelques types de cérotégument chez les Oribates. a, (x 300), fragment de cérotégument du notogaster de *Trimalaconothrus saxosus*; b, (x 600), fragment de cérotégument du notogaster de *Malaconothrus gracilis*; c, (x 1100), cérotégument de *Saxicolestes pollinivorus*. Les granules sont foncés, les écailles grises et le notogaster clair.

différence de taille. Parmi les Oribates saxico-arboricoles, nous connaissons un cas de dimorphisme sexuel particulièrement visible, celui de *Pirnodus detectidens* (TRAVÉ, 1958, p. 454).

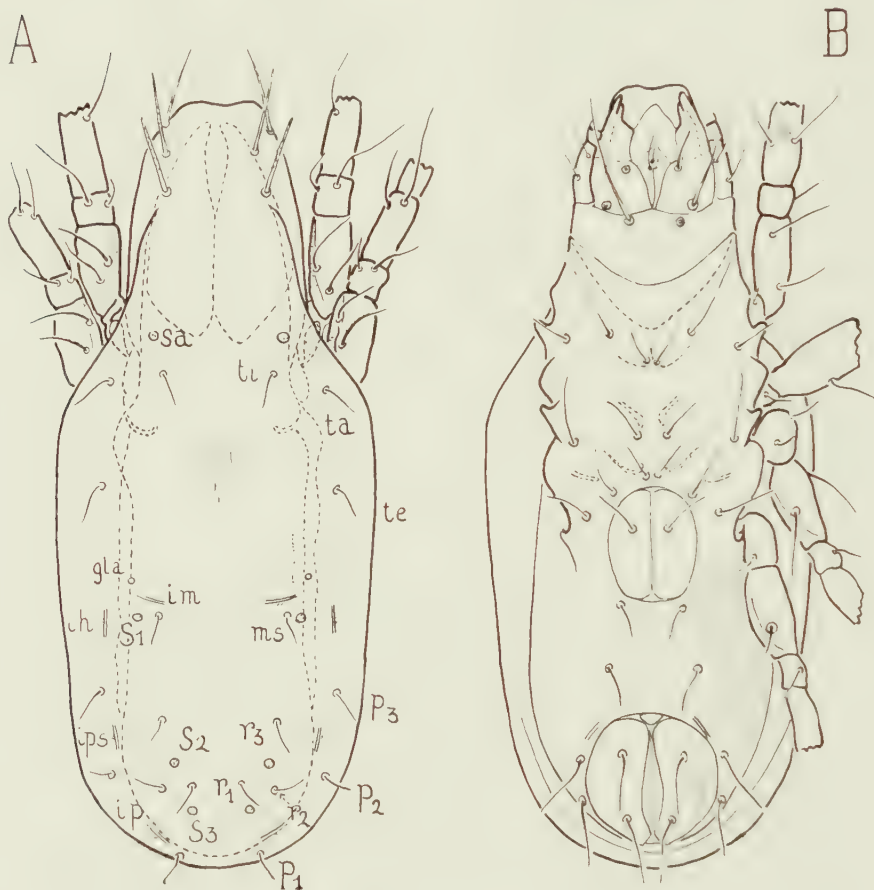


FIGURE 47. — *Pirnodus detectidens* Grandj., exemplaire mâle : A, (x 245), dorsal; B, (x 245), ventral (d'après J. TRAVÉ).

Les femelles et les mâles sont très différents (fig. 47 et 48). Ces derniers sont bien plus étroits que les femelles, aplatis, et leurs plaques génitales sont beaucoup plus petites. Ces différences s'accompagnent d'une modification importante du squelette chitineux interne des apodèmes. Ce dimorphisme sexuel a un rapport certain avec les conditions dans lesquelles vivent ces animaux. Nous étudierons dans un autre chapitre le comportement de cette espèce originale. Un dimorphisme sexuel de cette ampleur est exceptionnel chez les Oribates.

Chez les autres Oribates saxico-arboricoles, nous pouvons signaler les mâles de *Galumna tarsipennata gibbula* qui se distinguent des femelles par la présence d'un tubercule dans la région postérieure du notogaster. *Vaghia simplex* présente de son côté le dimorphisme sexuel habituel de ce genre. Les mâles ont un groupe de

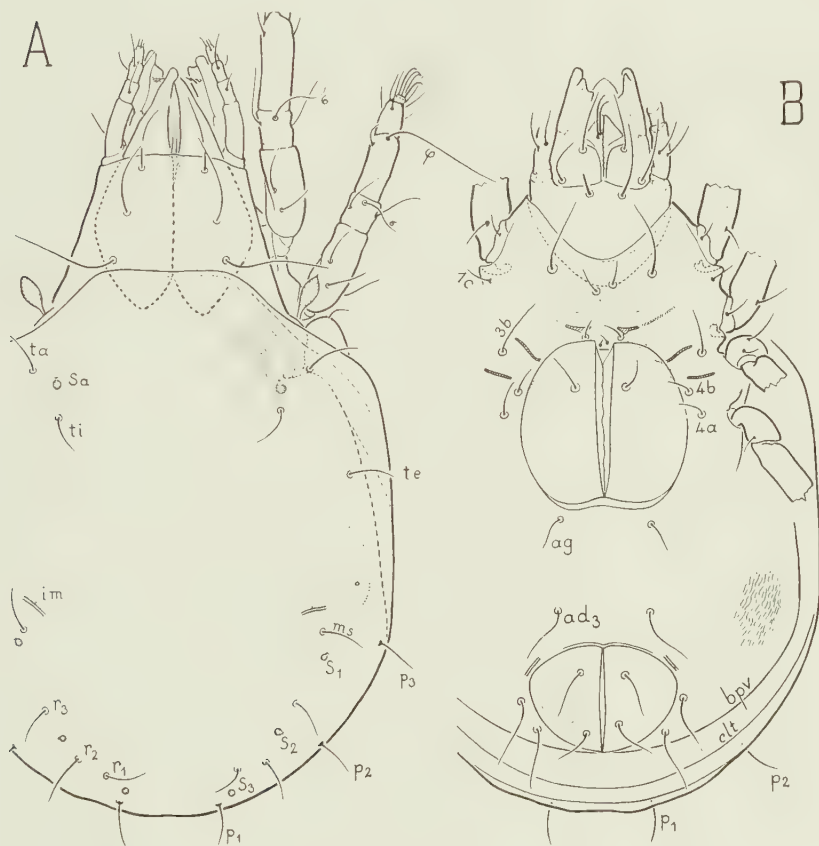


FIGURE 48. — *Pirnodus detectidens* Grandj., exemplaire femelle : A, (x 215), dorsal; B, (x 215), ventral (d'après GRANDJEAN).

10 ou 12 aires poreuses minuscules situées entre les aires poreuses antérieures du notogaster (TRAVÉ, 1955, p. 537 et 1957, p. 205; GRANDJEAN, 1956, p. 265). Ce caractère, qui se rencontre chez toutes les espèces du genre *Vaghia*, n'a aucune relation avec le milieu ou le mode de vie.

Signalons enfin, les deux genres exotiques *Sellnickia* et *Nasozetes* dont les mâles ont une différenciation caractéristique dans la région antérieure du prodorsum (GRANDJEAN, 1958, p. 32, fig. 1; SENGBUSCH, 1957, p. 93, figs., A et C).

D. LE CÉROTÉGUMENT

Le cérotégument est la première couche qui recouvre ou peut recouvrir le corps des Oribates. Il est de grande importance chez ces Acariens, et se forme par exsudation à travers le tégument proprement dit. Beaucoup d'Oribates sont entièrement recouverts de cérotégument et l'aspect du corps est différent lorsque celui-ci est enlevé (fig. 49, a et b). Chez d'autres, il a disparu presque partout, mais il en subsiste toujours dans la région pleurale, au-dessus des pattes. Le cérotégument se présente sous des aspects et des formes très variés et notre but n'est pas de décrire en détail toutes ces formes. Certains cérotéguments sont exceptionnels ou anormaux (GRANDJEAN, 1951, p. 501). Parmi ces cérotéguments exceptionnels, de quatre sortes seulement, il en est deux qui intéressent particulièrement les Oribates saxico-arboricoles, les cérotéguments de *Saxicolestes auratus* et *S. pollinivorus*, et les cérotéguments des genres *Trimalaconothrus* et *Malaconothrus*.

Chez *Saxicolestes auratus* et *S. pollinivorus*, le cérotégument est divisé en écailles polygonales. Les écailles jointives portent souvent un granule arrondi et brun et surtout donnent un reflet métallique (figs. 45, 46, c et 51, c). Il est probable que ces écailles jouent un rôle important et sont en relation étroite avec le mode de vie de l'animal. Un tel cérotégument n'existe que chez les deux espèces.

Le cérotégument de *Trimalaconothrus* a été bien analysé par GRANDJEAN (1951, p. 502), et il diffère par trois caractères importants des cérotéguments ordinaires : il se divise tout d'abord en boucliers (fig. 46, a et b) dont la consistance et la rigidité ne sont pas modifiées par le chauffage dans l'acide lactique. Un cérotégument normal au contraire se détache du corps et est très altéré par le chauffage dans l'acide lactique. Ces boucliers sont traversés chez certaines espèces de canalicules perpendiculaires à la surface, ce qui n'existe chez aucun autre type de cérotégument. Enfin, ce cérotégument est biréfringent; entre nicols croisés, un bouclier cérotégumentaire est obscur s'il est vu à plat et il s'éclaire quand on l'incline. Vu sur la tranche, il est lumineux. Ce cérotégument, très spécial, ne semble pas différer chimiquement des autres cérotéguments. Il se peut que cette particularité soit pour quelque chose dans les possibilités d'adaptation du genre *Trimalaconothrus* dont certaines espèces vivent sur les rochers, alors que d'autres vivent dans les Mousses immergées. A ces propriétés physiques et chimiques, s'ajoutent peut-être des propriétés physiologiques qui permettent de telles adaptations.

En dehors de ces deux cérotéguments particuliers, nous devons signaler, chez *Oribatula exsudans*, la formation de deux petites masses d'une matière blanche occupant une grande partie de la région humérale du notogaster (fig. 54, A). Ces amas sont souvent importants. Cette matière exsudée se comporte différemment du

cérotégument normal qui se trouve dans la région pleurale de l'animal (TRAVÉ, 1961, p. 316). Ce caractère unique chez les Oribates est d'autant plus curieux qu'il se rencontre chez une espèce très peu différente par tous ses autres caractères des autres espèces du genre.

E. LES TÉGUMENTS PROPREMENT DITS

Le plus souvent, les téguments des Oribates sont mous chez les stases immatures et durs chez les adultes. Dans le premier cas, la chitine n'est pas scléritisée, dans le second cas, elle l'est, sauf dans certaines régions appelées *asclériteuses*. Toutefois, parmi les Oribates inférieurs, il en est beaucoup chez lesquels les téguments de l'adulte sont également mous. C'est le cas de la plupart des *Paleacaroidea*, de nombreux *Enarthronota* et de certains *Nothroidea*. Au contraire, chez les Oribates supérieurs, les adultes sont fortement scléritisés. Les Oribates saxico-arboricoles ne présentent dans l'ensemble rien de particulier. Les différentes espèces de *Camisia*, à téguments mous, ne diffèrent pas de celles qui vivent dans le sol. Il en est de même des *Carabodes*, qui, au contraire, ont un tégument particulièrement dur et épais. Les adultes de *Niphocephus nivalis delamarei* ont un tégument très épais et sombre et sont à classer parmi les Oribates les plus coriaces (fig. 49, c et d). Au contraire, *Pirnodus detectidens* a des téguments exceptionnellement mous pour un Oribate supérieur; sa cuticule est mince, faiblement colorée et facilement déformable. Il est certain que ce caractère chez un Oribate supérieur est dû au mode de vie particulier de *P. detectidens*.

La pigmentation des téguments ne présente pas plus de caractéristiques particulières, sauf en ce qui concerne *P. detectidens*. Les *Oribatulidae* sont en général faiblement colorés, mais ce caractère est général à la famille tout comme sont fortement pigmentés tous les *Carabodidae* ou tous les *Scapheremaeus*.

Nous pouvons faire les mêmes constatations en ce qui concerne l'ornementation ou la microsculpture des téguments pour lesquels les espèces saxico-arboricoles ne se singularisent pas de l'ensemble des Oribates. *Niphocephus nivalis delamarei*, *Ommatocephus ocellatus* ou les *Carabodes* par exemple ont un notogaster avec de fortes côtes ou de gros tubercules, alors qu'*Humerobates rostrumellatus* et *Mycobates parmelliae* ont un notogaster très lisse.

F. CARACTÈRES DU PRODORSUM

Quelques Oribates saxico-arboricoles ont des caractères particuliers au prodorsum.

Chez *Pirnodus detectidens* dont nous avons déjà signalé le

dimorphisme sexuel, les femelles n'ont pas de capuchon rostral comme c'est le cas chez tous les Oribates, mis à part les *Paleacaroidea*. Il est remplacé par un tectum rostral large et relevé à la façon d'une visière. Le mâle, au contraire, a un capuchon rostral qui couvre la totalité des mandibules. Chez la femelle, ces mandi-

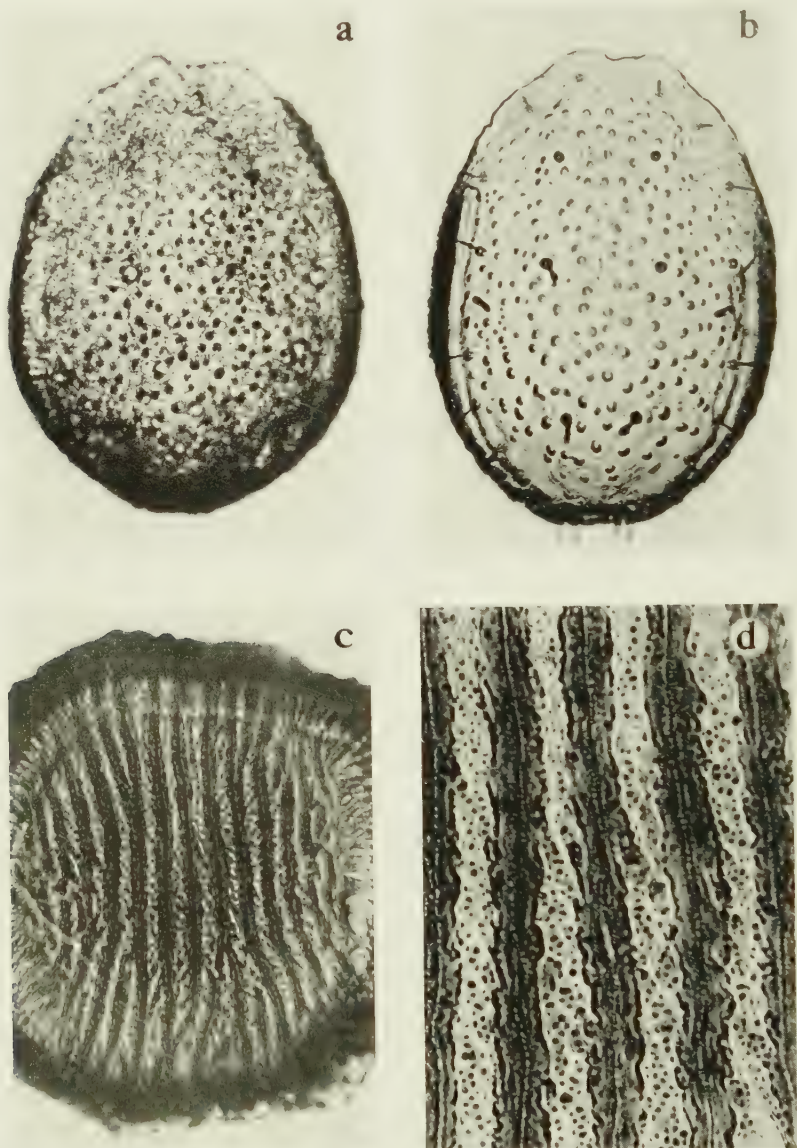


FIGURE 49. — Aspect du tégument chez quelques Oribates. a, (x 160), notogaster de *Provertex delamarei* recouvert du cérotégument; b, (x 160), le même sans cérotégument; c, (x 100), notogaster de *Niphocephus nivalis delamarei*; d, (x 350), détail de la région centrale.

bules, même lorsqu'elles sont rétractées au maximum, dépassent largement le bord du tectum (figs. 47 et 48).

Saxicolestes auratus se caractérise par la présence, dans la région antérieure du capuchon rostral, d'une niche divisée en deux compartiments contenant chacun un poil rostral (fig. 51). Une telle structure n'est connue jusqu'à présent que chez *Saxicolestes* et seulement chez cette espèce.

Ommatocephus ocellatus présente de son côté une bothridie et un sensillus tout à fait particuliers (fig. 50). Chez le plus grand

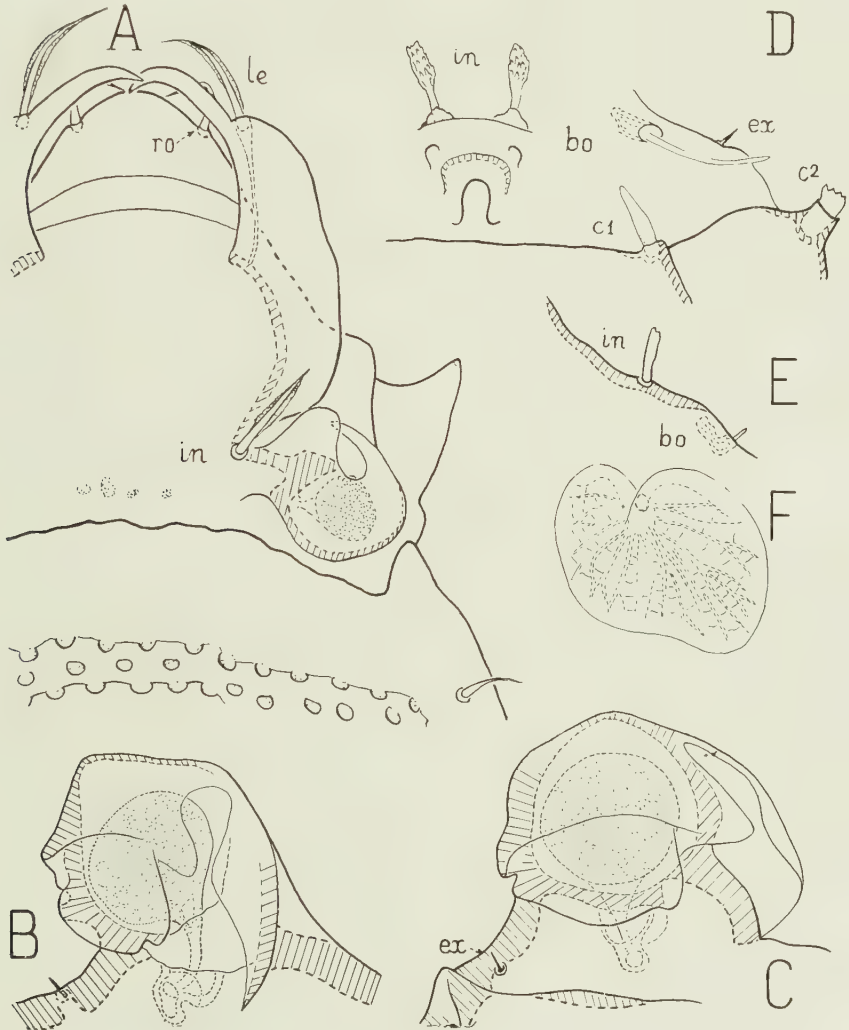


FIGURE 50. — *Ommatocephus ocellatus* (Michael). A, (x 350), prodorsum de l'adulte en vue dorsale; B, (x 700), bothridie de l'adulte vue de l'avant; C, (x 700), la même en vue latérale; D, (x 350), vue partielle de la région bothridique droite de la tritonymphe; E, (x 700), vue partielle de la région bothridique droite de la larve; F, (x 175), le poil C² de la tritonymphe.

nombre des Oribates, les bothridies du prodorsum se présentent comme des coupes chitineuses contenant un poil généralement assez long, sortant largement de la bothridie, et de forme variable suivant les familles et les espèces. Ce poil spécial est le sensillus. Chez *O. ocellatus*, la bothridie n'a pas la forme habituelle. Le sensillus court et globuleux est enfermé presque entièrement par une lame chitineuse fermant la bothridie dans sa région antérieure (fig. 50, A, B et C). Cette structure complexe n'existe que chez les adultes. Les stases immatures ont subi une réduction bothridique assez commune chez les Oribates, et connue sous le nom de régression trichobothridique du type *Camisia* (GRANDJEAN, 1939, p. 304). La bothridie et le sensillus sont minuscules. Cette régression est plus forte chez la larve que chez les nymphes (fig. 50, D et E). Ajoutons que les espèces du genre *Trimalaconothrus* dont nous avons déjà parlé à plusieurs reprises, ont une régression trichobothridique totale, car la bothridie a même disparu à la stase adulte. D'après GRANDJEAN, cette régression ne peut être due à l'action directe du milieu, parce que les biotopes des différentes espèces où elle peut être constatée sont très nombreux. Il faudrait admettre qu'il s'agit d'une orthogenèse ayant une origine interne et se développant simultanément dans plusieurs phylums.

G. LE GNATHOSOMA

Le seul gnathosoma à structure particulière chez les Oribates existe dans le genre *Saxicolestes*. La bouche s'ouvre beaucoup plus largement que chez tous les autres Oribates. Le labre est gros, l'hypostome est presque entièrement caché par la mentonnière, au repos, quand le capitulum est rentré (fig. 51, B). Les mandibules sont petites, aberrantes. Comparées à des mandibules ordinaires, elles ont subi une forte réduction de la région postérieure (GRANDJEAN, 1951, p. 28, fig. 7, f). Cette spécialisation du gnathosoma permet aux *Saxicolestes* d'avalier des grains de pollen entiers, même les gros grains à ballonnets des Conifères.

Les mandibules spéciales de *Pelops acromios*, étroites et allongées se rencontrent chez toutes les espèces du genre quels que soient leurs biotopes.

II. LES PATTES

Les caractères des pattes sont ceux qui sont les plus intéressants à analyser chez les Oribates saxico-arboricoles.

Nous avons déjà signalé que ces Oribates ont souvent des pattes courtes et robustes. Beaucoup d'espèces s'agrippent, en effet, énergiquement au substrat. Les plus caractéristiques à ce point de

vue sont certainement *Cymbacremacus cymba* et *Scaphacremacus* cf. *patella*. Lorsqu'on les récolte directement au pinceau, on est toujours obligé de s'y prendre à plusieurs reprises pour les arracher du substrat, qu'il s'agisse d'une écorce d'arbre ou même de la toile de la nappe sur laquelle ils ont été recueillis par battage. Ces deux espèces ont des pattes courtes, robustes et des griffes fortes, mues par des muscles puissants. Pour augmenter l'adhérence, dès qu'ils se sentent menacés, ces animaux s'aplatissent sur le substrat.

Dans certains cas, les phanères sont groupés en avant des tarses et ceux-ci sont courts. Le nombre de poils aux tarses est souvent inférieur à la normale (*Dometorina plantivaga*, *Pirnodus detectidens*, etc...). Chez *P. detectidens* les tarses I et II sont tronqués et particulièrement courts.

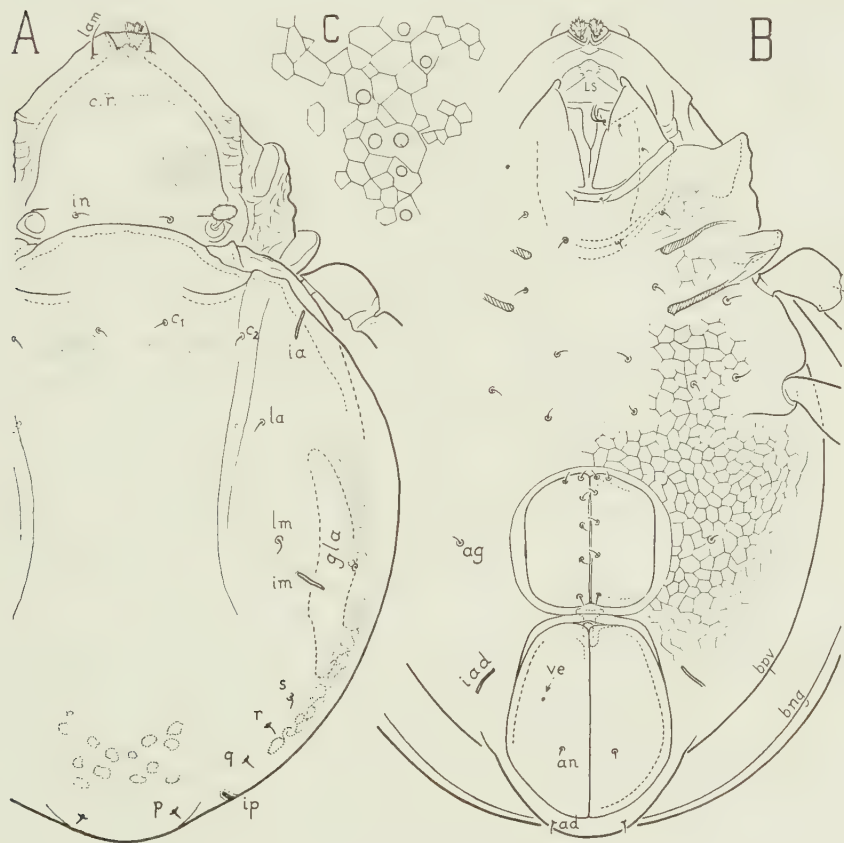


FIGURE 51. — Un Oribate saxicole et pollinivore, *Saxicolestes auratus* Grandj. A, (x 235), dorsal; B, (x 225), ventral; C, (x 675), portion de cérotégument du notogaster (d'après F. GRANDJEAN).

Chez un grand nombre d'espèces saxico-arboricoles, les ongles latéraux ont une encoche terminale, appelée également dent distale. Cette dent distale est, d'après GRANDJEAN (1959, p. 470), un per-

fectionnement évolutif qui est en rapport avec le besoin qu'a l'animal de mieux s'accrocher à son substrat. Comme ce besoin est particulièrement grand chez les Oribates saxico-arboricoles, ce sont surtout chez ceux-ci que nous pourrions trouver des ongles latéraux à dents distales. Malgré cela, cette caractéristique n'est pas très commune, ou tout au moins n'a pas été signalée souvent. Nous avons pu constater sa présence chez tous les *Oribatulidae* que nous avons récoltés, même lorsqu'ils ne sont pas saxico-arboricoles (*Oribatula tibialis* et *O. pannonica*). Aux *Oribatulidae* s'ajoutent les espèces du genre *Dometorina*, ainsi que des Oribates exotiques comme *Sellnickia caudata* (Mich.) ou les espèces des genres *Unguizetes* Selln., *Terrazetes* Jac., *Drymobatoides* Jac., *Drymobates* Grandj., *Mochlozetes* Grandj. et *Podacarus* Grandj. Parmi ces genres, *Podacarus* est le seul qui ne soit pas arboricole ou saxicole. Cet Acarien vit aux îles Kerguelen, dans les prairies à *Acaena*. Le sol est balayé par des vents très violents, ce qui pourrait expliquer l'utilité d'un perfectionnement d'accrochage. Nous ne pensons pas

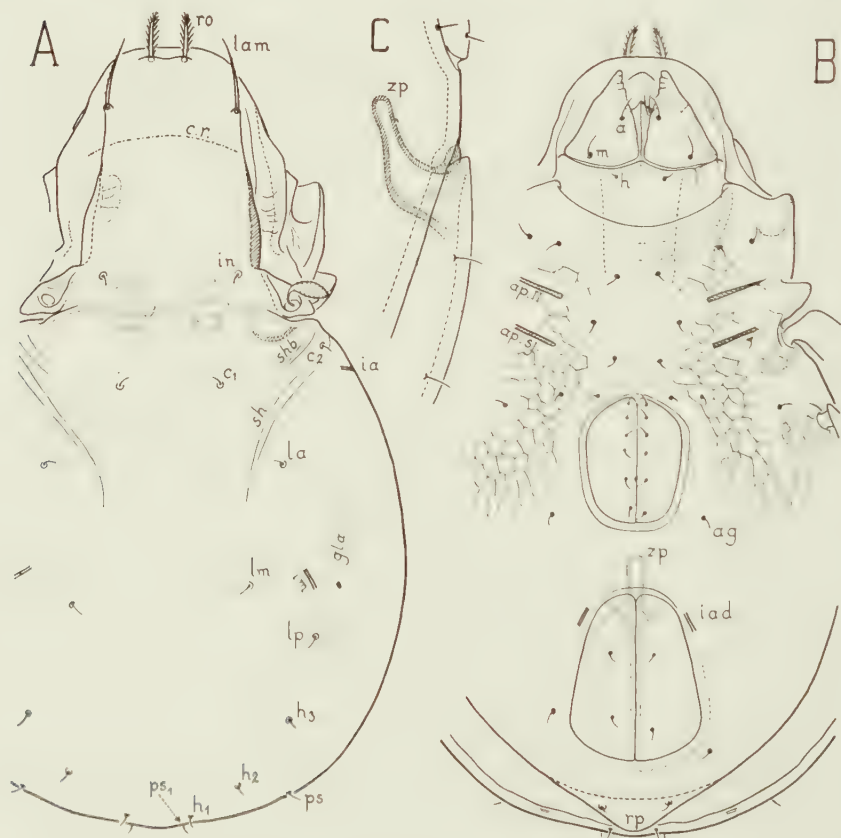


FIGURE 52. — Oribate saxicole et pollinivore de haute montagne, *Litholestes altitudinis* Grandj. A, (x 270), dorsal; B, (x 270), ventral; C, (x 495), pièce préanale vue de profil (d'après F. GRANDJEAN).

nicus ainsi que chez les trois espèces de *Saxicolestes* connues. Chez les *Zetorchestidae*, l'ongle est généralement très petit, sauf chez *Saxicolestes*. Cette régression atteint son maximum dans le genre *Belorchestes* où il peut perdre dans certains cas sa pointe crochue, de telle sorte qu'il est réduit à une épine presque droite et n'émerge pas du pulvillus. Cette caractéristique se rencontre aux pattes II, III et IV, et pour ce cas, unique chez les Oribates, GRANDJEAN (1951, p. 41) parle d'adactylie. L'ambulacre adactyle serait une étape vers l'ambulacre à ventouses. De beaux prétarses existent aussi chez *Ceratoppia bipilis*.

Les poils des pattes sont généralement chez les Oribates, simples ou barbelés. Chez les *Zetorchestidae*, les poils proraux sont palmés chez quelques espèces, tronqués chez d'autres. Le caractère eupathidique est régressif chez les *Zetorchestidae* et même total pour certaines espèces. Les eupathidies sont des poils lisses avec un canal interne. Elles sont nombreuses chez les Oribates primitifs; mais même chez les Oribates supérieurs, il en subsiste presque toujours deux (les poils proraux) ou trois (le poil sub-unguinal en plus) à la première paire de pattes. Cette régression s'ajoute à tous les caractères particuliers des *Zetorchestidae* que nous avons déjà cités.

On rencontre aussi des poils de formes particulières aux pattes, le plus souvent spatulés comme chez *Trhypochthonius tectorum* ou *Scapheremaeus*.

Les Oribates saxico-arboricoles peuvent également présenter des caractères intéressants se rapportant aux solénidions de leurs pattes. Les solénidions sont des organes sensitifs ressemblant à des poils dont ils sont cependant fort éloignés, même du point de vue physico-chimique.

Les *Zetorchestidae* se distinguent de tous les autres Oribates supérieurs par la présence de trois solénidions au premier tarse (fig. 53, E).

D'autres espèces enfin ont des solénidions spéciaux appelés solénidions microcéphales se terminant par une petite boule creuse. Pour l'instant de tels solénidions ne sont connus que chez quatre espèces : *Siculobata sicula* et *Paraleius leontonycha* en ont deux, ceux des tibias III et IV. *Micreremus brevipes* en a deux aussi, mais sur les tibias II et IV. Enfin *Nazozetes sumatrensis* Sellnick, espèce exotique, en a trois aux tibias II, III et IV. Chez cette espèce, les boules sont de dimensions considérables. Toutes ces espèces sont arboricoles sauf *Paraleius leontonycha* que nous considérons comme une espèce vivant plutôt dans les milieux saproxyliques, c'est-à-dire, dans le bois d'arbres morts en décomposition.

Nous avons passé très rapidement en revue les principales caractéristiques morphologiques des Oribates saxico-arboricoles. Malheureusement nos connaissances sur la morphologie de ces Acariens ne sont pas suffisantes pour que nous puissions faire un bilan complet de ces caractéristiques morphologiques. De nombreuses espèces citées couramment n'ont jamais fait l'objet d'une étude morphologique.

Nous avons pu voir toutefois que si dans l'ensemble, les deux

faunes, celle du sol et celle des rochers et des arbres ont de nombreuses espèces se ressemblant beaucoup, un certain nombre de formes, parmi les plus caractéristiques et les mieux adaptées à ce milieu, sont riches en caractères originaux. Ce sont surtout *Pirnodus detectidens*, le locataire des Lichens crustacés, et les *Zetorchestidae* vivant sur les rochers nus, qui sont les plus intéressants à ce point de vue. Il n'y a rien d'étonnant à ce que des êtres vivant dans des milieux aussi sévères soient très spécialisés. Que ces modifications morphologiques soient le résultat de la vie dans de tels milieux, ou qu'au contraire ces modifications aient permis à ces formes de vivre dans ces milieux, est un problème que nous ne pouvons résoudre pour l'instant.

IV. CARACTÉRISTIQUES ÉTHOLOGIQUES ET BIOLOGIQUES DES ORIBATES SAXICO-ARBORICOLES

Le comportement des Oribates saxico-arboricoles est plus facile à observer que celui des Oribates édaphiques où seule l'observation en laboratoire est possible, dans des conditions très différentes de celles dans lesquelles vivent les animaux. La difficulté vient de la petite taille de ces Acariens, jointe à la structure des milieux édaphiques.

Dans les Mousses ou les Lichens, l'observation sous la loupe binoculaire est rendue plus aisée par l'homogénéité structurale de l'habitat, sa faible épaisseur, et surtout par la possibilité que l'on a de transporter au Laboratoire, avec un minimum de gêne pour la faune, des Lichens ou des Mousses avec leur support, écorce ou rocher.

Nos connaissances de la biologie ou de l'éthologie des Oribates sont encore sommaires. Depuis quelques années, les travaux sur ces sujets se multiplient et nous n'en citerons que quelques-uns qui intéressent les espèces saxico-arboricoles. Nous avons des renseignements sur leur nourriture (FORSSLUND, 1938, p. 87; SCHUSTER, 1955, p. 1; WALLWORK, 1958, p. 260; GRANDJEAN, diverses notes), sur leur développement post-embryonnaire (TABERLY, 1952, p. 330; SENGBUSCH, 1954, p. 646; WOODRING et COOK, 1962, p. 101; GRANDJEAN, nombreuses notes), sur leur comportement en général (RIHA, 1951, p. 407; GRANDJEAN, notes diverses). Quelques travaux expérimentaux ont été également réalisés en laboratoire sur le comportement vis-à-vis de la température ou de l'humidité (WALLWORK, 1960, p. 619; TARRAS-WAHLBERG, 1961, p. 20) et sur le comportement sexuel (PAULY, 1952, p. 572; TABERLY, 1957, p. 139). Tout récemment ont été amorcées des recherches sur la cytologie des organes sensitifs (TARMAN, 1959, p. 185).

En ce qui concerne notre travail, nous allons tout d'abord donner les renseignements que nous avons pu recueillir et qui s'appliquent à l'ensemble de la faune, c'est-à-dire les caractères généraux, puis nous traiterons des espèces qui présentent des caractéristiques éthologiques ou biologiques originales. Nos connaissances sont fragmentaires et il est certain que cette faune n'a pas fini de nous apporter des surprises et des nouveautés en matière d'éthologie.

A. CARACTÈRES GÉNÉRAUX

1° ACTIVITÉ ET RÉSISTANCE AUX FACTEURS MICROCLIMATIQUES

Considérés jusqu'à présent comme des xérophiles, les Oribates qui peuplent les Mousses et Lichens des rochers et des arbres, sont dans leur grande majorité actifs lorsque l'humidité de l'air est élevée ou après des périodes de pluie. Comme nous l'avons déjà dit au début de ce travail, il ne nous a pas été possible, en raison des conditions de gisement de la microfaune saxico-arboricole, de faire

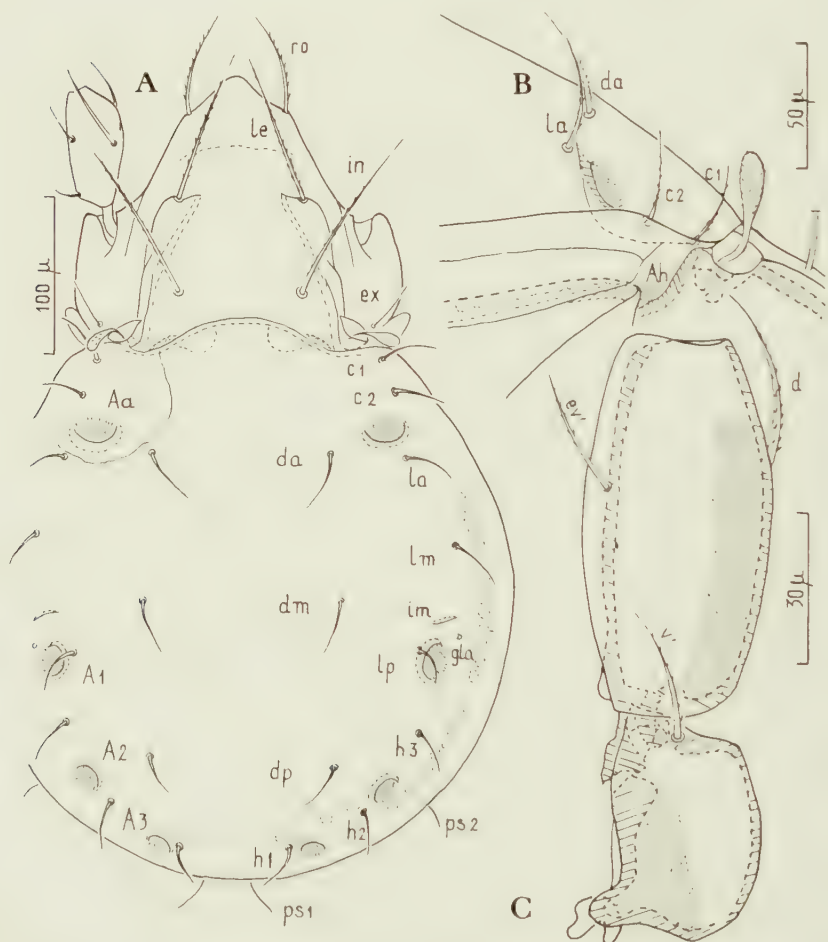


FIGURE 54. — *Oribatula exsudans* Travé, espèce typique des milieux saxicoles découverts. A, vue dorsale sans les pattes (la ligne inégale qui entoure l'aire poreuse Aa indique la limite moyenne de l'exsudation); B, régions bothridique et humérale droites vues de profil; C, trochanter et fémur droits de la patte IV en vue latérale (d'après TRAVÉ, 1961).

des relevés quantitatifs précis, et nous n'avons pu faire sur ce sujet que des observations relatives. Toutefois, nos récoltes effectuées à la Massane portant sur toutes les saisons, le triage des prélèvements nous permet d'avoir une idée assez précise du rythme d'activité des différentes espèces, et principalement du cycle annuel du peuplement et de la dynamique des populations. Ces renseignements nous sont fournis par le nombre des individus récoltés pour chaque espèce et surtout par les proportions d'adultes et d'immatures.

Une population riche en immatures sera en plein épanouissement, alors qu'au contraire une population composée uniquement d'adultes sera le résultat d'une activité réduite si l'espèce se développe normalement toute l'année ou bien indiquera précisément que l'espèce a un développement saisonnier.

Ces renseignements ne sont valables que pour les espèces abondantes et pour celles dont les immatures et les adultes réagissent de manière à peu près identique vis-à-vis de l'appareil d'extraction.

Dans le tableau ci-dessous, nous donnons d'une manière simple l'état moyen de quelques populations pendant les différentes saisons de l'année 1957 pour les espèces saxicoles et arboricoles. Nous séparons, pour chaque espèce, les adultes des immatures. Une population normale est indiquée par un +, une population faible par —, une population très florissante par ++.

ESPÈCES	Printemps		Été		Automne		Hiver	
	Ad.	Im.	Ad.	Im.	Ad.	Im.	Ad.	Im.
<i>Camisia horrida</i>	++	++	—	—	+	+	+	+
<i>Trimelaconotrus saxosus</i>	++	++				—		+
<i>Platylodes scaliger</i>	++	++	—		++	++	+	+
<i>Ommatocephus ocellatus</i>	++	++	—	+	++	++	++	++
<i>Caleremaes monilipes</i>	+	+	—	0.	+	+	+	+
<i>Oppia ornata</i>	++	++	++	0	++	0	+	+
<i>Scutovertex</i> sp. A	+	+	+	0	+	++	+	+
<i>Provertex delamarei</i>	+	+			+	+	++	++
<i>Parachipteria petiti</i>	+	+	—	0	++	++	+	+
<i>Sphaerozetes</i> sp.	+	—	—	—	+	+	++	++
<i>Humero Bates rostrumellatus</i>	+	+	—	—	+	+	+	++
<i>Mycobates parmeliae</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Oribatula exsudans</i>	++	++	—	—	+	+	+	+
<i>Zygobibatula exilis</i>	+	+	+	—	++	++	+	+
<i>Phauloppia lucorum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pirnodus detestabilis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+

Nous voyons que pour le plus grand nombre des espèces, les populations diminuent pendant l'été sous l'effet de la chaleur et de la sécheresse. En automne, les populations redeviennent assez rapidement florissantes, et en général, il y a peu de différences entre l'automne, l'hiver et le printemps. A la Massane, les basses températures de l'hiver ne semblent pas ralentir l'activité de la microfaune. Il est vrai que les gelées n'y sont ni très nombreuses ni très fortes.

Cette activité hivernale existe aussi pour la microfaune édaphique, mais la diminution estivale n'y est pas aussi sensible que dans les milieux saxico-arboricoles, ce qui s'explique par le rôle

stabilisateur du sol. Dans d'autres régions, des populations diminuées se retrouvent aussi pendant les mois d'hiver. Ceci a été constaté pour les Collemboles et dans la région parisienne par DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1951, p. 155).

Cette diminution des populations est surtout sensible pour les stases immatures, par exemple chez *Oppia ornata*, *Scutovertex* sp. A et *Humero Bates* *rostrilamellatus*, et nous ne relevons qu'une espèce, *Ommatocephalus ocellatus*, dont les immatures sont généralement plus nombreux l'été que les adultes. Nous verrons par ailleurs que cette espèce a un comportement tout-à-fait original.

C'est l'été également que se rencontrent le plus grand nombre de carapaces vides dans les prélèvements et des animaux contractés dépourvus de boulettes digestives qui constituent un excellent critère de l'activité lors de la récolte, à condition que l'extraction soit rapide. Malheureusement nous n'avons pas pu faire l'analyse systématique des contenus digestifs dans tous nos prélèvements.

De toutes façons, il est indiscutable qu'à la forêt de la Massane, caractérisée du point de vue climatique par un été sec de type méditerranéen, les Oribates saxico-arboricoles souffrent de la longue absence de pluie, et que les fortes hygrométries nocturnes ne suffisent pas à compenser l'absence d'eau météorique. Ce phénomène est encore exagéré dans la région de Banyuls. Par contre, en haute montagne, les populations estivales sont florissantes.

Il faut signaler, toutefois, que les Oribates pourront avoir une activité normale et des populations abondantes pendant l'été, si les conditions sont favorables. Il suffit que les périodes de sécheresse soient moins longues que d'habitude et qu'elles soient entrecoupées par quelques pluies, pour que les populations ne subissent pas de diminution. Au contraire, une période sèche en hiver, (ce qui arrive par exemple lorsque souffle la Tramontane pendant plusieurs semaines, surtout en février) provoquera une baisse sensible de l'activité. La sensibilité des peuplements des milieux extrêmes aux moindres variations des facteurs climatiques a été signalée pour les Collemboles par DELAMARE DEBOUTTEVILLE (1961, p. 142).

Habités, ou bien forcés de subir des longues périodes d'activité réduite, les Oribates saxico-arboricoles profitent au maximum des conditions favorables. Nous avons pu observer dans la forêt de la Massane, après plusieurs journées d'été très chaudes suivies d'une brusque formation de brouillard, que des centaines d'Acariens sortaient des épiphytes et couvraient les troncs des Hêtres à la recherche de nourriture, thalles et apothécies de Lichens crustacés. Comment pourrait-on qualifier de xérophiles des animaux qui se nourrissent pour une grande part du thalle de Lichens crustacés rendu comestible par humidification ?

Cette exigence d'humidité a été mise en évidence expérimentalement par MADGE (1961, p. 108). Cet auteur place des *Humero Bates* *rostrilamellatus* à 15° C dans un tube de verre à humidité décroissante d'une extrémité à l'autre. Il constate, sans en donner l'explication, que tout d'abord, pendant une douzaine d'heures, les animaux se tiennent de préférence là où le degré hygrométrique

est le plus bas (34 % des individus à 10 % d'humidité relative, contre 9 % à 95 %). Par contre, au bout de quatre jours, la réaction est inversée. Deux autres espèces, vivant à la surface du sol, *Platynothrus peltifer* Cl. Koch et *Fuscozetes fuscipes* Cl. Koch, se tiennent constamment dans les lieux les plus humides. Nous pensons que cette inversion dans le choix de l'humidité chez *H. rostromellatus*, doit être interprétée comme un besoin de nourriture chez l'animal. Celui-ci préfère des degrés hygrométriques bas mais quand il a faim, il se déplace vers l'humidité à la recherche de Lichens humides, donc tendres.

Il en est de même pour les pontes et probablement aussi pour le dépôt des spermatophores. Chaque fois que nous avons fait des élevages d'Oribates saxico-arboricoles, nous n'avons pu obtenir une ponte normale, que lorsque les cellules étaient bien humidifiées. Par contre, cette humidité doit être surveillée de très près et limitée, si on ne veut pas voir l'élevage périliter, de telle sorte qu'il est plus difficile d'élever des Oribates saxico-arboricoles que des Oribates de la litière; nous n'avons pu le faire avec succès que pour des espèces particulièrement résistantes à l'invasion des champignons inférieurs.

Nous avons déjà vu, dans le chapitre concernant les conditions de vie, que cette microfaune est appelée à subir de fortes variations d'humidité et de température, variations plus ou moins grandes d'ailleurs, suivant les conditions de l'environnement. Le caractère le plus général chez ces Acariens saxico-arboricoles est leur forte énantiocrymie, c'est-à-dire la possibilité de résistance aux basses températures, particulièrement chez les espèces de haute montagne.

Nous n'avons pu étudier le comportement exact des animaux soumis au froid, et nous ne savons pas s'ils sont engourdis, ou s'ils sont actifs. Tout ce que nous pouvons dire, c'est qu'ils ne sont pas en véritable diapause, car nous avons fait des prélèvements à Orédon, au début du mois de mai, alors que les températures nocturnes atteignaient — 10°, et nous avons pu constater que les animaux étaient actifs lorsque nous les observions, quelques heures après les avoir récoltés, au laboratoire. Il est probable que les animaux profitent au maximum des températures relativement élevées dont ils bénéficient assez régulièrement, du moins dans les milieux soumis à l'ensoleillement. Comme exemple de résistance au froid, signalons l'espèce *Maudheimia wilsoni* Dalenius, récoltée sur le continent antarctique à Ekberget, au-dessous du 72° parallèle. Cet Oribate est le seul Arachnide récolté au-dessous du 68° parallèle Sud. D'après les auteurs (DALENIUS et WILSON, 1958, p. 415), c'est le seul animal terrestre hibernant dans cette région où il n'est dépassé que pendant quelques mois d'été par les Pétrels allant nicher dans des montagnes encore plus au Sud. Ces récoltes ont été faites à 1 250 m d'altitude, et les animaux vivent de préférence sous les pierres, et plus rarement dans les Mousses et les Lichens au sol. Le sol, gelé pratiquement toute l'année, ne peut être considéré comme un milieu refuge pour les animaux, qui d'ailleurs profitent sous les pierres de températures relativement hautes pen-

dant l'ensoleillement. Les minimums, dans cette région, seraient de -30° l'été, et de -60° à -65° l'hiver. Les auteurs ont également prouvé que l'animal pouvait se développer à des températures constamment inférieures à 0.

Beaucoup d'Oribates saxico-arboricoles supportent aussi des températures très élevées, et en montagne, les espèces vivant dans les Lichens exposés subissent des températures de 60° le jour, et proches de 0° la nuit. La plupart du temps, les espèces semblent réagir vis-à-vis de la chaleur comme elles réagissent vis-à-vis du froid, et au-dessus d'une certaine température, l'activité diminue. Cela n'est cependant pas vrai pour quelques espèces que nous étudierons avec plus de détails.

Les mêmes remarques sont valables en ce qui concerne les facteurs humidité et sécheresse. En général, les animaux supportent des degrés hygrométriques très élevés, bien souvent même l'imbibition, puis peuvent être soumis à une sécheresse très poussée. Ici aussi, la grande majorité des espèces sera active lorsque l'humidité sera élevée, mais quelques-unes seront actives en période d'imbibition, alors que d'autres au contraire ne seront actives qu'en période de sécheresse, ainsi que nous le verrons.

En résumé, nous pouvons dire, que pour la grande majorité des Oribates saxico-arboricoles, les périodes d'activité coïncident avec une humidité assez élevée, et avec des températures moyennes. Ils se distinguent des Oribates édaphiques surtout par leur forte résistance vis-à-vis des températures et des degrés hygrométriques variant fortement. Nous pensons même que cette résistance s'accompagne dans beaucoup de cas d'un besoin physiologique vis-à-vis de ces variations, ou de ces valeurs extrêmes des facteurs.

2° RÉGIME ALIMENTAIRE

D'après les travaux que nous avons cités au début de ce chapitre, les Oribates sont divisés, du point de vue de l'alimentation, en trois groupes : « les mangeurs de microphytes », c'est-à-dire les espèces qui mangent des hyphes de Champignons, des spores de Champignons, des débris de thalle, de Mousses, d'Algues ou de Lichens et des grains de pollen; les « mangeurs de macrophytes », c'est-à-dire les espèces qui se nourrissent de bois, de feuilles mortes, d'aiguilles de Pins; les espèces qui mangent indifféremment des microphytes et des macrophytes sont les espèces non différenciées. Le plus grand nombre des Oribates saxico-arboricoles appartiennent au premier groupe ou au troisième groupe. Le plus souvent, les boulettes digestives, que l'on aperçoit très bien par transparence lorsque l'animal a été chauffé dans l'acide lactique, sont formées principalement d'hyphes mycéliens et de spores de toutes sortes. Quelquefois, on voit de petits morceaux de Mousses ou de débris de Lichens. Lorsque l'animal s'est nourri par exemple de la couche gonidiale dans laquelle se trouvent les algues symbiotiques participant à la formation du Lichen, les boulettes digestives ont une couleur verte très sombre. Toutes les espèces vivant dans les habi-

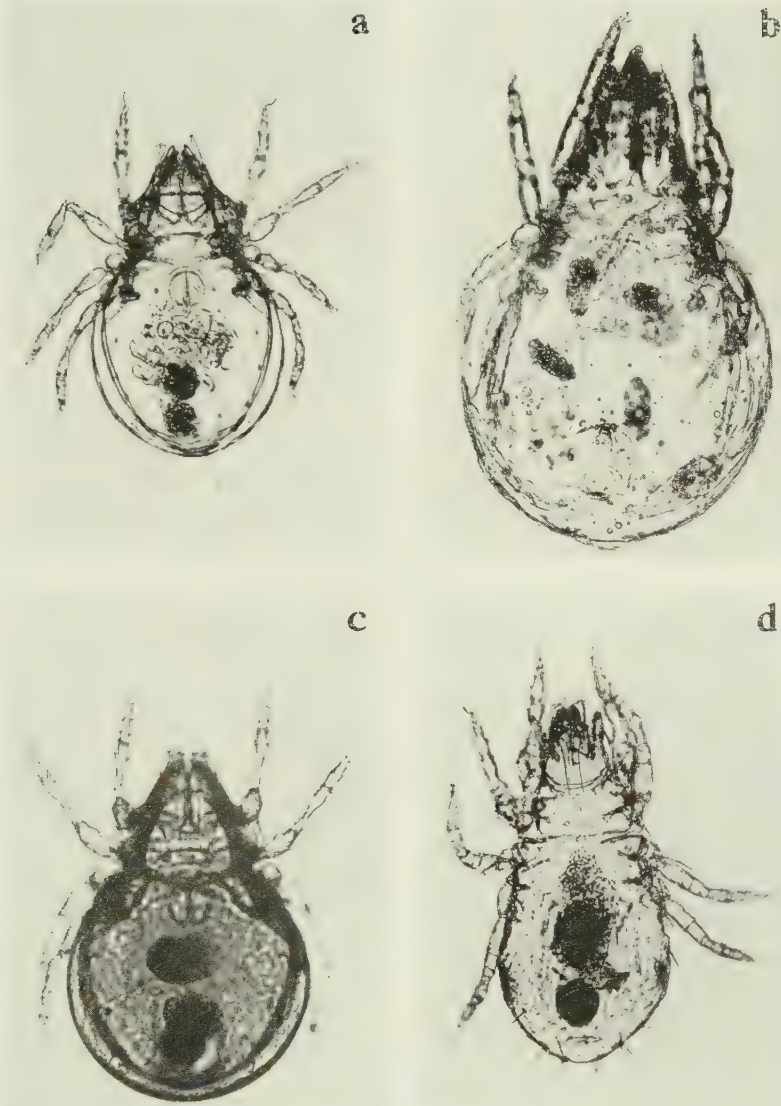


FIGURE 55. — Différents types de régime alimentaire chez les Oribates. a, (x 100), *Zygoribatula laubieri* Travé, espèce pollinivore; b, (x 135), *Pirnodus detectidens* Grandj., espèce lichénophage; c, (x 95), *Oribatula exsudans* Travé, espèce à régime non différencié; d, (x 100), tritonymphe de cette même espèce. Les boulettes digestives sont vues après éclaircissement dans l'acide lactique.

tats épais de la deuxième ou de la troisième catégorie se nourrissent de tout ce qui se présente à leur portée. Des espèces comme *Platylodes scaliger*, *Tectocephus sarekensis*, *Parachipteria petiti*, *Zygoribatula exilis* ou *Oribatula exsudans* (fig. 55, c et d), nous montrent des boulettes digestives formées d'éléments très divers, et dont les caractéristiques varient d'un individu ou d'un habitat à l'autre et dépendent du temps et de la saison. Les stases immatures de toutes ces espèces non différenciées se nourrissent des mêmes aliments que les adultes. Nous pouvons dire qu'en dehors de quelques cas particuliers que nous étudierons plus loin, et qui comprennent des espèces lichénophages ou pollinivores strictes, la grande majorité des Oribates saxico-arboricoles se nourrissent des végétaux inférieurs qui forment leur abri ou des spores de toutes sortes et des débris végétaux divers apportés par le vent ou la pluie.

3° REPRODUCTION ET DÉVELOPPEMENT

Chez les Oribates, les sexes sont séparés chez beaucoup d'espèces, mais on rencontre aussi de nombreuses formes parthénogénétiques (GRANDJEAN, 1941, p. 1). Un certain nombre d'espèces saxico-arboricoles sont parthénogénétiques : *Camisia segnis*, *C. invenusta*, *C. horrida*, *Trhypochthonius tectorum*, *Trimalaconothrus saxosus*, *Tectocephus sarekensis* et *T. velatus*. La parthénogenèse affecte tous les *Nothroidea* à l'exception des *Hermaniidae*, et il est donc normal de trouver dans cette liste les *Camisia*, *Trhypochthonius* et *Trimalaconothrus*. Les Oribates supérieurs sont dans leur grande majorité bisexués. *Tectocephus* est une des rares exceptions à cette règle.

Lorsque les sexes sont séparés, la fécondation se fait par l'intermédiaire de spermatophores (PAULY, 1952, p. 572; TABERLY, 1957, p. 139) déposés sur le substrat. La femelle ouvre ses volets génitaux au-dessus du spermatophore et prend la gouttelette de sperme. Ce processus de fécondation est fréquent chez les animaux édaphiques. On le retrouve chez d'autres Acariens, chez les Collemboles et chez les Symphytes en particulier. TABERLY a décrit, entre autre, le spermatophore de *Ceratoppia bipilis* qui est une espèce vivant souvent dans les épiphytes et les épilithes. Il est probable que tous les Oribates se reproduisent de cette façon mais nous n'avons pas fait d'observations particulières sur ce sujet.

Les mœurs sexuelles des Oribates sont pratiquement inconnues, l'observation en étant très difficile. GRANDJEAN a vu (1956, p. 137) la formation de couples chez une espèce de *Galumnidae* exotique. Le mâle était placé derrière la femelle et appliquait les pattes antérieures sur les flanes de celle-ci. Les deux animaux marchaient ensemble, le mâle étant engagé très faiblement sous la femelle. La seule autre observation semble avoir été faite bien longtemps avant par C.L. KOCH en 1836, sur une espèce de *Galumnidae* également. Les pariades sexuelles doivent être plus communes qu'on ne le pense chez les Oribates. Les caractères sexuels secondaires portant

sur la différenciation de poils aux tarses I ou II chez un certain nombre de genres, laissent supposer que ces caractères jouent un rôle dans le comportement sexuel de ces Acariens. GRANDJEAN a signalé, chez plusieurs espèces d'*Hydrozetes* (1948, p. 333) et chez *Cosmogneta impedita* (1960, p. 608), des poils mâles au tarse I, lisses, épais, bien différents des poils femelles homologues. Dans le genre *Mongaillardia* (GRANDJEAN, 1961, p. 316, figs. 5-6), certains poils mâles du tarse III sont également très différents de ceux des femelles et surtout très spécialisés. Leur forme est tout à fait curieuse. Tous ces poils modifiés se trouvent sur la face paraxiale de la patte, c'est-à-dire celle qui peut être en contact avec le corps. Le rôle de tels poils dans le comportement sexuel de ces animaux ne fait aucun doute.

Ces observations ne portent pas sur des Oribates saxico-arboricoles, mais les caractères chétotaxiques des pattes étant négligés par la plupart des auteurs, beaucoup de choses restent à découvrir dans ce domaine. Chez les quelques espèces que nous avons eu l'occasion d'étudier en détail, nous n'avons pas relevé de tels caractères sexuels secondaires.

Les Oribates ne déposent pas leurs œufs au hasard. La plupart du temps, ils les camouflent sous l'écorce ou sous les lobes du thalle des Lichens. Ils adhèrent souvent au substrat grâce à une matière gommeuse entourant l'œuf. Suivant le cas, les œufs sont pondus isolément ou bien groupés en petit nombre. Suivant les cas aussi, c'est tantôt l'œuf lui-même qui est pondu, tantôt une prélarve. La prélarve est une stase fortement régressée, inactive, qui se développe à l'intérieur de l'enveloppe de l'œuf proprement dit. Chez *Trhypochthonius tectorum* (TABERLY, 1952, p. 333) ou chez *Camisia segnis* (GRANDJEAN, 1950, p. 224), ce sont des prélarves qui sont pondues, alors que chez *Pirnodus detectidens* par exemple (TRAVÉ, 1958, p. 464), les prélarves se forment hors du corps de la mère.

La ponte a lieu lorsque les conditions sont favorables. Dans les cellules d'élevage, lorsque l'élevage périclité ou se déroule dans de mauvaises conditions, les femelles ne pondent pas. Nous ne savons pas quelles sont les conditions favorables à la ponte des différentes espèces. Il est probable que les conditions sont différentes avec les espèces suivant leurs préférences écologiques. Nos connaissances sont très pauvres sur ce point. WOODRING et COOK ont découvert récemment (1962, p. 114) que les femelles de *Ceratozetes cisalpinus* Berlese ne pondent que si elles ont été soumises à une température inférieure à 5 °C pendant au moins deux mois et demi. Des centaines d'adultes ont été gardés à 25 °C pendant dix à douze mois sans qu'aucun œuf ait été produit. Par contre, *Scheloribates laevigatus* C.L. Koch, autre espèce étudiée par ces auteurs, continue à pondre à 25 °C.

La fécondité des femelles est très variable suivant les espèces, et le nombre d'œufs mûris simultanément est très variable également et facile à compter dans l'hysterosoma. L'abondance et la dissémination d'une espèce sont favorisées lorsque la ponte est

nombreuse et soutenue. A ce point de vue, les différences sont grandes chez les Oribates. Certaines espèces n'ont qu'un seul œuf, souvent énorme. C'est le cas des *Brachychthoniidae* chez lesquels l'œuf unique, occupant la plus grande partie de l'hystérosoma, semble la règle générale. En moyenne, le nombre d'œufs habituellement contenus par la femelle varie de deux à cinq. Ce nombre peut être très élevé chez certaines espèces saxico-arboricoles. Les *Oribatulidae* ont souvent un grand nombre d'œufs. Nous avons compté jusqu'à 23 œufs pour une seule femelle de *Phauloppia lucorum*. Chez cette espèce, un nombre supérieur à dix est très fréquent.

La durée du développement post-embryonnaire et la durée de la vie totale sont également variables suivant les espèces. Le développement de *Oppia neerlandica* Oudemans (WOODRING et COOK, 1962, p. 112) ne dure en moyenne que 23 jours en laboratoire, depuis le dépôt de l'œuf jusqu'à la sortie de l'adulte hors de l'exuvie tritonymphale. Le nombre de générations s'élèverait pour cette espèce à sept ou huit par an. Ces mêmes auteurs trouvent 32 jours pour le développement de *Ceratozetes cisalpinus*, et 64 jours pour *Scheloribates laevigatus*. Ces chiffres obtenus en laboratoire peuvent être très différents des chiffres réels. Dans les cas précédents les élevages ont été effectués à une température de 25° C. Pour une température de 5° C, le développement de *C. cisalpinus* dure de 70 à 80 jours. De même, lorsque cette espèce est mise à la diète, le développement passe de 32 à 70 jours. Cet exemple suffit à nous montrer que le développement varie beaucoup avec les conditions micro-climatiques. Ces variations seront encore plus sensibles dans les milieux saxico-arboricoles, où les variations micro-climatiques sont importantes. Le développement de *Camisia segnis*, espèce arboricole, a été étudié par GRANDJEAN (1950, p. 227). Les durées des vies nymphales sont très inégales. Elles varient du simple au double et même au triple pour une même stase. Un individu a vécu 100 jours au cours des différentes stases immatures, et 336 jours à la stase adulte. Pour *Trhypochthonius tectorum*, TABERLY (1952, p. 340) indique que le développement depuis la ponte de l'œuf jusqu'à l'apparition de l'adulte dure de trois à cinq mois.

En résumé, nous pouvons dire, d'après le petit nombre de travaux publiés, que la biologie des Oribates est très variée et que les études qui se multiplient maintenant sur ce sujet, aussi bien en laboratoire que sur le terrain, apporteront de nombreuses données intéressantes. Nous allons étudier quelques cas particuliers qui concernent des Oribates saxico-arboricoles et qui diffèrent à un degré plus ou moins grand, de ce que nous venons de considérer comme le cas général chez ceux-ci, c'est-à-dire une activité en période humide, ni trop chaude ni trop froide, une nourriture variée et non spécialisée et un développement durant toute l'année, mais étroitement lié aux conditions microclimatiques, tout comme l'activité.

B. ÉTUDE DE QUELQUES CAS PARTICULIERS

Un certain nombre d'espèces d'Oribates saxico-arboricoles présentent des caractères particuliers dans leur comportement, dans leur régime alimentaire, ou dans leur développement. Nous pensons que l'élément principal qui détermine l'originalité de ces espèces est le régime alimentaire et à ce point de vue, nous les séparerons en deux groupes : les espèces lichénophages qui se nourrissent exclusivement, ou presque, de Lichens, et les espèces pollinivores qui se nourrissent presque toujours de grains de pollen. Cette spécialisation dans le choix de la nourriture est accompagnée d'une adaptation morphologique et physiologique plus ou moins poussée qui permet à ces espèces de peupler tous les milieux où cette nourriture sera abondante et, aux mieux adaptées, de vivre dans les conditions les plus rigoureuses.

Il est certain que d'autres espèces, non spécialisées quant au régime alimentaire, doivent présenter aussi des caractéristiques biologiques particulières, mais notre but étant avant tout l'étude des caractères généraux de la faune saxico-arboricole et l'écologie de cette faune dans notre région, nous n'avons fait des observations éthologiques ou biologiques que sur les espèces chez lesquelles les caractères étaient les plus frappants. Ces observations sont d'ailleurs fragmentaires et poseront plus de questions qu'elles n'en résoudront.

1° ESPÈCES NON SPÉCIALISÉES DU POINT DE VUE ALIMENTAIRE

Nous ne citerons que les cas d'*Humerobates rostralamellatus* et de *Phauloppia lucorum*. A notre connaissance, ces deux Oribates sont les seuls manifestant un instinct grégaire. Ce caractère est connu depuis fort longtemps pour *P. lucorum*. DUGÈS a déjà signalé en 1834 (p. 49) l'existence de « nids » formés par le *Notaspis castaneus* (= *P. lucorum*), c'est-à-dire le « châtain » d'HERMANN. GRANDJEAN (1950, p. 346) cite également cette particularité. Nous l'avons aussi observée à plusieurs reprises. Dans des creux, à la surface des grosses pierres ou sur les murs, les adultes, les nymphes et les larves de *Phauloppia lucorum* sont serrés les uns contre les autres, emplissant parfois le trou entièrement, la tête tournée vers le fond. GRANDJEAN pense que ces trous sont des lieux temporaires de refuge et qu'ils jouent le même rôle que les fentes des écorces. Il en est peut être autrement et ces lieux pourraient être des rassemblements de pontes et de mues fréquentés pendant longtemps. Nous avons pu observer, en effet, des groupements d'exuvies de *P. lucorum* remplis d'œufs et d'immatures. Dans une de ces exuvies, Nous avons par exemple compté cinq œufs dont l'un était enfoncé jusqu'au fond du prodorsum au niveau du rostre et une larve. Une deuxième contenait une larve et une protonympe et une

troisième une deutonymphe et des crottes. Cette observation, malheureusement isolée laisserait supposer que cette espèce a des lieux de pontes et de mues bien déterminés.

Nous avons retrouvé chez *Humerobates rostromellatus* une tendance au gréganisme. A la forêt de la Massane, nous avons vu des adultes et des immatures réunis dans un creux d'une grosse pierre plate au sol. D'autres rassemblements ont été observés à plusieurs reprises sur les troncs de Hêtres lisses, et en particulier sur les arbres de petite taille où la végétation épiphyte est limitée au *Graphidetum scriptae* (CLAUZADE et RONDON, 1960, p. 461). Dans les cicatrices du tronc, les *H. rostromellatus*, adultes et immatures sont serrés les uns contre les autres, la tête vers le fond comme *P. lucorum*. Nous n'avons observé ces groupements que par temps humide ou pendant la nuit. C'est aussi dans de telles conditions que cet Oribate est très actif. On en voit un grand nombre déambuler un peu partout sur les troncs lisses, sur les rochers, en sous-bois. Avec cette espèce on peut aussi récolter quelques exemplaires de *Pelops acromios*, de *Liodes theleproctus* ou de *Xenillus discrepans*.

2° ESPÈCES LICHÉNOPHAGES

De nombreux Oribates saxico-arboricoles se nourrissent de Lichens (thalle, hyménium, ascospores). De tels aliments se rencontrent dans les boulettes digestives de la plupart des espèces fréquentant les Lichens. Certains Oribates ne se nourrissent que de cet aliment et nous montrent des caractéristiques morphologiques et éthologiques particulières. *Pirnodus detectidens* et *Domatorina plantinaga* sont parmi les plus intéressantes de ces espèces. D'autres espèces, sans être aussi liées à leur nourriture que celles-ci, qui ont transformé leur buffet en maison, se nourrissent aussi presque exclusivement de Lichens.

Mycobates parmelliae mange du Lichen, mais ce sont surtout les stases immatures qui semblent exigeantes sur ce point. Les adultes se rencontrent souvent dans les Mousses ou les Hépatiques, mais les jeunes ne se trouvent en grand nombre que dans les Lichens. Nous avons vu (p. 120) que ces Lichens peuvent être assez divers. Le plus souvent ce sont des Lichens foliacés et les exemplaires de *M. parmelliae* sont abondants au milieu des crampons et dans les lobes resserrés et compliqués. On ne peut pas dire que cette espèce creuse le végétal pour se protéger. Les œufs sont collés contre le thalle, dans des endroits abrités. *Camisia segnis* se nourrit aussi, avant tout, de Lichens, et GRANDJEAN (1950, p. 224) a étudié en détail son éthologie. Cette espèce se rencontre en toutes saisons sur les rameaux des arbres, à découvert ou sous le thalle des Lichens, mais ne devient active qu'après les pluies. *C. segnis* se déplace alors lentement et se nourrit d'un Lichen mince qui gonfle, devient tendre et comestible lorsqu'il est humide et mouillé. La particularité la plus intéressante réside dans le fait que les œufs

sont pondus isolément et cachés sous le Lichen où ils sont (fig. 56, A), la plupart du temps, invisibles. Pour cela, la femelle expulse, d'après F. GRANDJEAN, en même temps que l'œuf, une matière gommeuse *cg* qui ramollit et dilate le Lichen. L'œuf est maintenu en place par la vulve et se trouve enfoncé dans le Lichen par le gonflement. Un bourrelet de Lichen mou se forme autour de l'œuf et se rabat lorsque l'animal se retire. Cette couche de Lichen, déplacée, et traitée comme une peinture ou un enduit de camouflage est du Lichen remanié (*cth*). Dans certains cas (fig. 56, B), l'œuf n'est pas entièrement recouvert lorsque le Lichen est trop mince. On ne trouve pas d'œufs dans les cavités, dans des fentes de l'écorce, ou sous les grands Lichens à crampons.

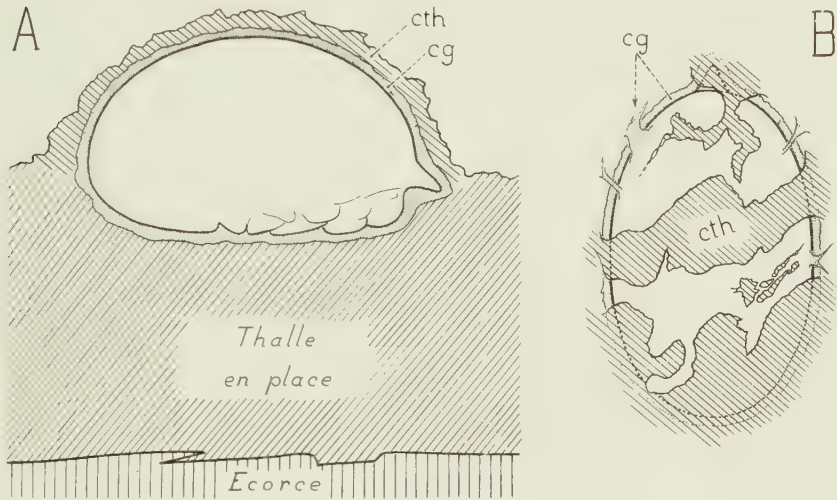


FIGURE 56. — *Camisia segnis* (Herm.). A, (x 215), coupe en long d'une bosse du Lichen contenant un œuf (avec prélarve); B, (x 215), un œuf, vu dorsalement à la surface du Lichen, et incomplètement recouvert par la couche *cth* de thalle remanié (d'après F. GRANDJEAN).

Nous voyons que *Camisia segnis*, comme *Humerobates rostro-lamellatus*, ne devient actif qu'après une période de pluie ou lorsque le degré hygrométrique est très élevé, et combien le terme de xérophile qui leur est attribué est impropre. En apparence, *Mycobates parmeliae* et *Camisia segnis* n'ont aucune particularité morphologique.

Ommatocephus ocellatus consomme aussi principalement des Lichens crustacés. Comme nous l'avons déjà signalé (p. 126), on peut récolter cette espèce dans des Hépatiques, des Lichens fruticuleux ou foliacés, mais nous ne savons pas si elle se nourrit de ces Cryptogames. Par contre, nous avons pu l'observer sur des *Pertusaria* (*P. globulifera*). La plupart du temps, *O. ocellatus* est complètement immobile. Sur l'écorce recouverte par le Lichen, on voit des adultes que nous avons pris pendant longtemps pour des cadavres. Ils ne sont en effet sensibles ni à la pointe de la minutie,

ni à l'éclairage intensif d'une lampe de loupe binoculaire. Par contre, lorsqu'ils sont placés dans l'alcool, au lieu de flotter comme tous les cadavres d'Oribates, ils tombent au fond du récipient, et au bout de quelques secondes s'agitent vigoureusement. Il en est de même lorsque la surface du Lichen est entièrement imbibée d'eau. Au bout de quelques minutes, les adultes entrent en activité et mangent. On aperçoit alors à la surface les belles nymphes à poils en feuille, caractéristiques de cette espèce (fig. 24). Ces nymphes, lorsque le Lichen est sec, passent facilement inaperçues à l'observateur non averti. Ce sont de petits cônes blanchâtres collés intimement au substrat, le plus souvent dans des creux ou dans des endroits abrités, et qui ont la même apparence de cadavre que l'adulte. Lorsque la mince pellicule d'eau atteint une de ces nymphes, son volume double rapidement, son aspect se modifie et bientôt, l'animal se met en mouvement, paraissant glisser sur la mince pellicule d'eau, les poils dilatés, les petites pattes courtes presque invisibles. Lorsque l'eau s'évapore, la nymphe reprend progressivement son aspect primitif après avoir choisi un endroit abrité.

Nous n'avons pu étudier encore la résistance à la sécheresse ou à la dessiccation de cette espèce. Comme nous l'avons dit par ailleurs, elle ne fréquente pas des endroits exposés à l'insolation. Nous avons conservé au laboratoire, pendant quelques temps, des écorces de Houx avec leur couverture de Lichens crustacés et d'Hépatiques. Lorsque ces écorces sont imbibées d'eau tous les quatre ou cinq jours, la plupart des animaux rentrent en activité à ce moment-là. Par contre, lorsque les écorces sont desséchées pendant un temps supérieur à huit jours, de nombreux exemplaires meurent. Dans de telles conditions, ce sont les adultes qui semblent être les plus sensibles et mourir le plus facilement. C'est pour cette raison, d'ailleurs, que cette espèce est la seule qui nous montre pendant l'été une régression des adultes supérieure à celle des immatures (p. 203). Les immatures grâce à leurs poils en feuille qui se collent au substrat sont protégés de la dessiccation par cette carapace qui les isole efficacement. Nous pensions, lorsque nous avons fait nos premières observations sur cette espèce, que ces poils servaient au contraire à garder de l'air sous la pellicule d'eau. De tels poils en feuille ne sont pas particuliers à *O. ocellatus*; toutes les nymphes de *Cepheidae* ont soit des poils en feuille (*Cepheus cepheiformis*, *Conoppia palmicinctum*), soit de longs poils épais, épineux, à base digitée (*Cepheus dentatus*, *Protocepheus hericius*). Comme nous l'avons déjà dit, ces espèces vivent dans des biotopes divers, bien souvent dans le bois, et nous ne savons pas si cette conformation est utile à toutes ces nymphes.

La réduction bothridique qui affecte les stases immatures d'*O. ocellatus* est-elle en rapport avec cette éthologie particulière ? Une telle régression est bien fréquente chez les espèces aquatiques ou subaquatiques. Nous avons également décrit la curieuse bothridie de l'adulte, signalée récemment par GRANDJEAN (1961, p. 220) qui la compare à un grelot contenant son battant. La bothridie des

Oribates apparaît comme un organe capteur de sons. TARMAN (1959, p. 185) en a étudié la cytologie et fait une étude expérimentale chez plusieurs espèces. Il considère ces organes comme des vibro-récepteurs et des anémorécepteurs. Il n'est donc pas impossible que la modification de la bothridie d'*O. ocellatus* soit en relation avec son éthologie particulière. Rappelons, qu'en ce qui concerne la réduction bothridique (p. 194), GRANDJEAN pense qu'il s'agit d'une orthogenèse ayant une origine interne.

Domotorina plantivaga (fig. 57) a été bien étudié par GRANDJEAN (1951, p. 235). Les adultes sont communs sous le thalle des Lichens foliacés couvrant les rameaux des arbres, ou bien encore ils déambulent à découvert sur ces rameaux. Les stases immatures creusent des loges sous le thalle des Lichens foliacés et se nourrissent du Lichen crustacé qui adhère à l'écorce. Lorsque la loge s'avère trop petite pour l'animal, celui-ci creuse alors l'écorce elle-même ou le

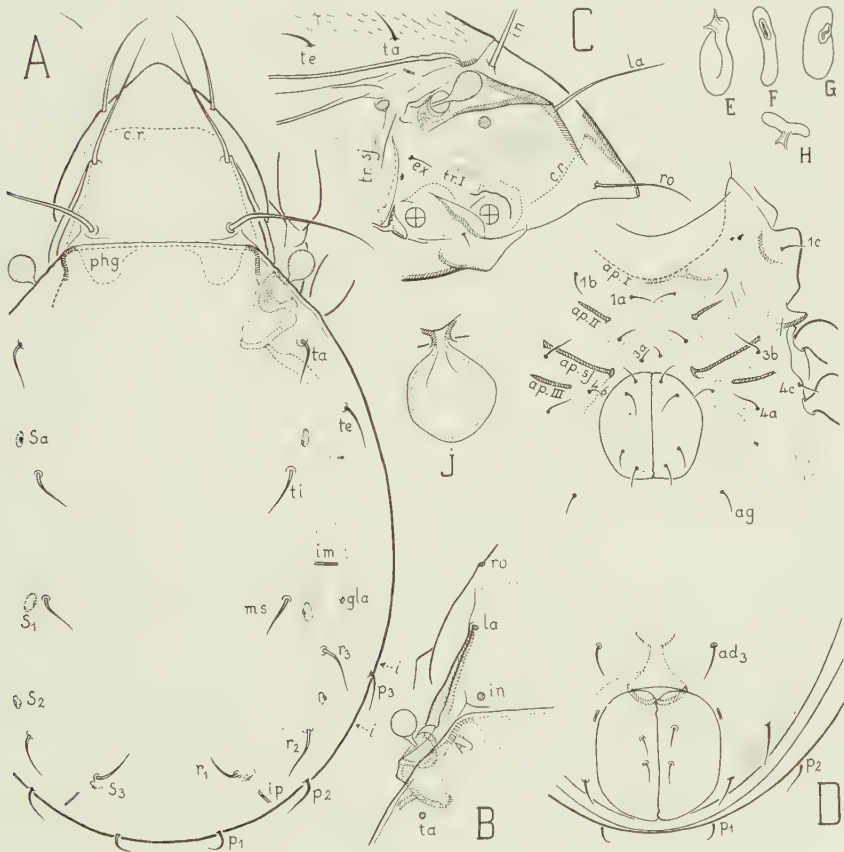


FIGURE 57. — Un Oribate lichénophage : *Domotorina plantivaga* (Berl.). A, (x 220), dorsal; B, (x 220), détail de la région bothridique d'un exemplaire dilaté; C, (x 235), région antérieure du corps vu latéralement; D, (x 235), dessous du corps; E à H, (x 930), aspects divers des saccules gastronomiques, vus dans l'orientation dorsale de l'Acarien; J, (x 1170), le saccule S₁ vu à plat (d'après F. GRANDJEAN).

Lichen foliacé. Ce sont les parties jeunes des rameaux qui montrent la plus grande fréquence des loges. Le Lichen y est en effet humidifié constamment par la sève à travers la mince couche de cellules subéreuses, et donc toujours comestible. D'une manière générale, la loge est close; lorsque l'animal perce le thalle du Lichen foliacé, l'ouverture est obturée par des crottes. Il construit à l'aide de ces crottes des « poutres » légères jetées comme des ponts en travers de la brèche (fig. 58). Les crottes sont enrobées dans une matière gommeuse qui leur permet de coller les unes aux autres ou à un support quelconque.

A la forêt de la Massane, *D. plantivaga* vit dans les mêmes conditions que dans la région de Périgueux (Dordogne) où il a été étudié par GRANDJEAN. Cette espèce ne présente pas de spécialisations spectaculaires.

Pirnodus detectidens est mieux adapté à la vie dans les Lichens crustacés. Ce ne sont pas seulement les stases immatures qui vivent dans des niches creusées dans le Lichen, mais aussi les adultes, ou tout au moins les femelles (TRAVÉ, 1958, p. 466). Cette espèce est donc allée plus loin que la précédente dans le sens d'une spécialisation à la vie dans les Lichens. Il est vrai qu'elle vit dans des conditions plus rigoureuses (p. 119). Son comportement est aussi un peu différent. Dans une même niche se rencontrent souvent plusieurs exemplaires et même des œufs. Ceux-ci sont collés à la paroi du Lichen. Les femelles y côtoient les stases immatures. Comme celles de *D. plantivaga*, les nymphes réparent avec leurs crottes les brèches qui peuvent se produire dans le toit des loges,

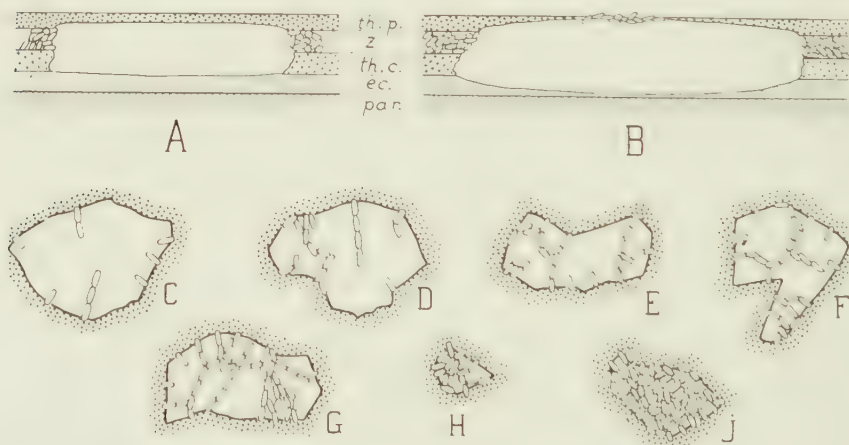


FIGURE 58. — *Dometorina plantivaga* (Berl.); A et B, coupes schématiques d'une loge à la surface d'un rameau d'Erable; en B la loge est habitée par une tritonymphe et son toit percé a été réparé par des crottes : par., parenchyme vert; ec., écorce du rameau (zone subérisée); th. c., thalle du Lichen gris; th. p., thalle de la Parmélie; z., espace libre entre les deux thalles, comblé par des crottes autour de la loge. C à J, réparation d'une brèche faite au toit d'une loge, dans le thalle de la Parmélie; bien que les figures se rapportent à des brèches différentes, elles font voir comment procède l'animal avec ses crottes; en C, le travail débute; en J, il est terminé (d'après F. GRANDJEAN).

c'est-à-dire à travers le cortex du Lichen crustacé. Elles semblent seulement moins exigeantes et les petites brèches ne sont pas réparées.

Nous avons vu précédemment que les adaptations morphologiques sont nombreuses chez *P. detectidens*. Les téguments de l'adulte sont mous, ce qui est très rare chez les Oribates supérieurs, le propodosoma, du moins chez la femelle, est court et ne cache pas les mandibules; le sensillus a une tige courte et est implanté bas; il ne se dresse pas au-dessus du corps de l'animal. Les tarses I et II sont courts et tronqués. Tous les phanères sont implantés en avant. Le dimorphisme sexuel est, comme nous l'avons déjà signalé, très grand chez cette espèce. Les femelles sont grosses et lourdes; elles se déplacent lentement alors que les mâles sont élancés et vifs. A ce dimorphisme correspond très certainement un mode de vie différent. Les mâles sont en effet peu nombreux dans les niches du Lichen, tandis qu'on les trouve assez souvent dans les milieux voisins, Mousses, Lichens foliacés ou rochers nus. Alors que les femelles restent dans le Lichen, les mâles partent donc à l'aventure.

En toutes saisons, été comme hiver, toutes les stases se récoltent dans les Lichens crustacés; la ponte et le développement ne paraissent pas présenter d'interruption.

La résistance aux fortes variations de température et d'hygrométrie, et en particulier aux températures très élevées que subissent les animaux dans les Lichens exposés au soleil, n'a pas été étudiée en détail, mais fera l'objet de recherches ultérieures. Nous avons conservé pendant plusieurs semaines des morceaux de rochers avec les Lichens en place au Laboratoire, et les animaux ont supporté ce traitement. Nous avons même pu constater que des échantillons qui avaient été envoyés en vue d'une détermination du Lichen contenaient, au retour, des animaux en parfait état. De tels échantillons ont été également immergés pendant huit jours sans que les animaux subissent un dommage quelconque. Ces quelques observations nous montrent que la résistance de cette espèce aux facteurs climatiques extrêmes est très grande.

D'autres espèces sont signalées comme lichénophages et en particulier *Scapheremaeus petrophagus* (Banks), connu aux Etats-Unis, qui se nourrit des apothécies du Lichen *Thelidium aurundii* (Mass) soumis à l'aspersion des eaux d'un torrent, et *Cryptoribatula taishanensis* Jacot qui a été récolté dans des Lichens crustacés en Chine, espèce très voisine de *Pirnodus detectidens* (JACOT, 1934, p. 462).

3° ESPÈCES POLLINIVORES

Les grains de pollen se rencontrent quelquefois dans les boulettes digestives de la plupart des Oribates saxico-arboricoles, qui ne laissent pas perdre une nourriture aussi précieuse lorsqu'elle se présente à eux. Un certain nombre d'espèces ont choisi ce seul

aliment pour se développer et vivre. Ce sont celles qui cherchent leur nourriture sur les rochers nus et leur protection dans les fentes du rocher ou dans les épilithes voisins. Ces espèces sont peu nombreuses dans notre région, et les renseignements que nous possédons sur elles encore fragmentaires.

Nous en avons relevé six, dont cinq dans la région de Banyuls, et une en haute montagne.

Dans la région de Banyuls, une de ces espèces, *Passalozetes* sp. A n'a été récoltée qu'une fois sur une plaque schisteuse horizontale où un grand nombre d'exemplaires, tous adultes, s'activaient. Tous ces exemplaires étaient remplis de nombreux grains de pollen.

Zygoribatula laubieri a été récolté plus souvent, sur les rochers bordant la mer, et en particulier sur l'Île Grosse (fig. 6). Cette espèce s'abrite pendant la journée dans les fentes des schistes, et n'apparaît sur la surface nue qu'à la tombée du jour. On peut alors voir de très nombreux exemplaires parcourir les rochers à la recherche de nourriture essentiellement composée des grains de pollen (fig. 55, a).

Nous ne savons rien du développement de ces deux espèces. Le peuplement essentiel des rochers nus dans la région de Banyuls est constitué par *Saxicolestes pollinivorus*, *Belorchestes gebennicus* et *Galumna* cf. *tarsipennata*.

Belorchestes gebennicus n'est pas très commun et nous ne l'avons récolté que deux fois, à l'ombre. GRANDJEAN (1957, p. 148) a récolté cette espèce dans des Mousses au sol. Comme GRANDJEAN le supposait d'après la morphologie de la quatrième paire de pattes, il s'agit d'un Oribate sauteur. Tous nos exemplaires étaient bourrés de grains de pollen. Le faible nombre de récoltes ne nous permet pas de savoir si cette espèce vit dans des Mousses ou sur des rochers nus. *B. planatus* Grandjean a été récolté une seule fois par son auteur en brossant des rochers nus, mais ces deux espèces quoique appartenant à un même genre, sont morphologiquement très différentes, et *B. planatus* semble mieux adapté que *B. gebennicus* à la vie sur les rochers. Son corps est aplati et sa quatrième paire de pattes moins bien adaptée au saut. Nous pensons toutefois que *B. gebennicus* vit normalement sur les rochers nus. Nos deux récoltes ont eu lieu au mois de juin, mais à un an d'intervalle.

Par contre, la récolte de GRANDJEAN a été effectuée au mois de septembre, et il se pourrait que les exemplaires récoltés dans les Mousses s'y soient retirés à la fin de l'été, soit pour pondre, soit pour hiverner. Nous en sommes, pour le moment, réduit aux hypothèses.

Galumna cf. *tarsipennata* est au contraire une espèce très commune sur les rochers nus du moins aux mois de mai, juin et juillet. Elle se nourrit alors de grains de pollen qu'elle n'hésite pas à aller chercher dans les endroits ensoleillés et chauds, en compagnie de *Saxicolestes pollinivorus*. En hiver, au début du printemps et en automne, cette espèce se réfugie normalement dans les Mousses saxicoles, mais on peut en récolter des exemplaires isolés sur les rochers nus, même en plein hiver, pendant les heures en-

soleillées de la journée. Il s'agit donc d'une espèce héliophile. Morphologiquement, elle ne présente rien de spécial et ses caractères sont très voisins de ceux que l'on rencontre dans l'immense groupe des *Galumnidae*. Elle est même difficile à distinguer de *Galumna tarsipennata* Oudemans, espèce qui semble avoir, dans les régions méridionales, de nombreuses formes ou sous-espèces. Nous en avons récolté plusieurs dans nos régions et en particulier *G. tarsipennata gibbula*, que nous avons déjà signalé dans les épilithes, mais jamais nous n'avons récolté ces formes sur les rochers nus, du moins en plein soleil.

Saxicolestes pollinivorus est avec *Litholestes altitudinis* l'espèce la plus hautement spécialisée à la vie sur les rochers nus et à la pollinivorie. Nous avons déjà signalé qu'elle était très fréquente dans la région de Banyuls, mais aussi dans les Corbières, dans le Vallespir, partout où se trouvent des rochers et surtout sur les bords des routes lorsque la falaise a été creusée artificiellement. On en récolte aussi bien sur du schiste que sur du calcaire, sur des gneiss que sur du granite ou des brèches. Elle colonise même les murettes en ciment qui bordent les routes. C'est une espèce nettement héliophile, et nous avons pu remarquer dans la vallée de la Baillaury, sur les murettes dont nous venons de parler, que les densités des populations étaient plus élevées dans les zones ensoleillées que dans les zones ombragées. Nous avons fait des observations sur deux murettes dont l'une, protégée par des Ormes et des Micocouliers, était à l'ombre, tandis que l'autre était exposée au soleil. Sur la première, nous n'avons vu aucun *Saxicolestes*, alors que sur la deuxième nous aurions pu en récolter des centaines. Ils étaient tous sur le côté Sud ou sur le dessus de la murette, c'est-à-dire sur les parties ensoleillées (ces observations ont été faites pendant le mois de juin 1959). Aux *Saxicolestes* étaient mêlés des *G. cf. tarsipennata* et des Acariens *Prostigmata*. De plus, cette murette qui était dans un virage et formait un arc de cercle, présentait vers 10 h du matin, sa partie Est aux rayons directs du soleil, alors que sa partie Ouest ne recevait ces rayons que très latéralement. Le nombre des *Saxicolestes* diminuait très nettement d'Est en Ouest. A l'extrémité Ouest toujours sur la face Sud ou la face supérieure, il n'y avait que quelques exemplaires isolés. Par contre, l'après-midi, les Oribates se trouvaient uniformément sur toute la surface de la murette. Lorsque le soleil se cache, le nombre de *Saxicolestes* diminue et la plupart des individus se glissent dans les fentes et les interstices des rochers. On en trouve quand même quelques exemplaires en activité, même pendant la nuit. Contrairement à ce qui se passe pour la plupart des espèces d'Oribates, il n'y a pas plusieurs générations par an chez cette espèce, ou tout au moins on ne trouve pas toutes les stases immatures avec les adultes. Les larves apparaissent vers la mi-février, et au mois de mars, époque à laquelle se rencontrent également des protonymphes et des deutonymphes. Au mois d'avril, nous avons trouvé des protonymphes, des deutonymphes, et des tritonymphes, tantôt sur les rochers nus, tantôt dans les épilithes. Les stases immatures se nourrissent aussi de pollen. En mai,

on trouve les adultes mêlés aux tritonymphes. Lorsqu'il pleut ou que le vent est fort, ils disparaissent et s'abritent dans les interstices. En juin, on ne rencontre plus que des adultes et c'est pendant le mois de juin que se rencontrent les populations les plus abondantes. A la fin de l'été, il n'y a plus de *Saxicolestes*, et nous n'avons pas pu savoir ce qu'ils deviennent et sous quelle forme ils passent l'hiver. Jusqu'à présent, nous n'avons jamais rencontré d'adultes dans les épilithes ou dans le sol au pied des rochers sur lesquels ils vivent pendant la belle saison. Nous espérons pouvoir étudier plus tard la biologie de cette espèce.

Nous avons déjà insisté sur la haute spécialisation morphologique de *Saxicolestes pollinivorus*. Le corps est aplati, le notogaster recouvert d'un cérotégument écailleux à reflets métalliques (chez l'adulte seulement). La bouche s'ouvre largement, aussi bien chez l'adulte que chez les stases immatures, les grains de pollen sont avalés entiers, même les gros grains à ballonnets de Conifères.

Un mystère existe chez les *Saxicolestes* de la région de Banyuls. GRANDJEAN a décrit (1951, p. 25) l'espèce type *S. auratus*, récoltée vers 1930 dans les environs de Banyuls et de Collioure, au nombre d'une vingtaine d'exemplaires. De notre côté, depuis 1956, nous cherchons en vain cette espèce dans les mêmes localités. Nous avons toujours trouvé *S. pollinivorus*. Ces deux espèces sont très voisines, mais elles diffèrent par quelques caractères dont le plus spectaculaire est la forme du poil rostral qui est épais et élargi à son extrémité chez *S. auratus* (fig. 51), lisse et normal chez *S. pollinivorus*. Nous avons récolté et observé des centaines d'exemplaires provenant d'un peu partout dans la région, sans jamais trouver un seul *auratus*. Que s'est-il passé entre 1930 et 1956 ? Les deux espèces ont-elles existé en même temps, l'une ayant disparu au profit de l'autre, ou bien y a-t-il eu une mutation ? S'agit-il d'un caractère fluctuant ? Nous ne pouvons nous prononcer. On ne voit d'ailleurs pas quel rôle pourrait jouer la forme du poil rostral.

Litholestes altitudinis semble vivre exactement comme *Saxicolestes pollinivorus*. Il avait été récolté dans les Alpes, une seule fois par GRANDJEAN à 2 200 m d'altitude sur les rochers nus. Nous l'avons trouvé deux fois seulement dans les Pyrénées, chaque fois dans l'étage alpin, au-dessus de la limite supérieure des arbres, vers 2 400 m d'altitude, au Col d'Envalira en Andorre et à la Portelle de la Grave dans les Pyrénées-Orientales.

Cette espèce est probablement très commune dans de telles conditions, mais nous n'avons pas eu l'occasion de prospecter très souvent cette altitude. Comme *S. pollinivorus*, c'est une espèce héliophile, et dans une de nos récoltes, nous en avons pris une centaine d'exemplaires en pleine activité sur un rocher bien exposé vers deux heures de l'après-midi au mois d'août. Tous les exemplaires que nous avons examinés étaient remplis de grains de pollen. C'étaient tous des adultes. L'autre récolte, effectuée le 26/7/1959, contenait aussi une tritonymphe. Il semble donc que le développement de cette espèce soit plus tardif que celui de *S. pollinivorus*, dont on ne trouve plus de tritonymphes au mois de juin. Remar-

quons toutefois que la récolte de GRANDJEAN effectuée en juin était composée seulement d'adultes. Il n'y aurait rien d'étonnant à ce que le développement d'une espèce héliophile et pollinivore commence plus tardivement en haute montagne que dans la région de Banyuls-sur-Mer.

L. altitudinis n'a pas de cérotégument écailleux, ni une bouche aussi largement ouverte que *Saxicolestes*, mais son corps est aplati et ses pattes spécialisées (fig. 53). Il existe quelques différences entre les exemplaires alpins et les exemplaires pyrénéens. Elles portent sur la chétotaxie. La plus importante est la présence, du moins chez les exemplaires que nous avons étudiés, du poil *it'* aux tarsi I et II. Nous avons la même chétotaxie que *Belorchestes planatus*, c'est-à-dire 17 poils au tarse I et 14 poils au tarse II, alors que les exemplaires alpins ont respectivement 16 et 13 poils à ces tarsi. Nous renvoyons pour cela au travail de GRANDJEAN (1951, p. 36). Signalons aussi que la formule coxisternale est variable. Nous avons trouvé celle qui est donnée par GRANDJEAN (3-1-2-3), mais aussi (3-1-3-3) et (3-1-3-4).

Les quelques exemples que nous venons de voir nous montrent que la faune saxico-arboricole comprend des Oribates dont l'éthologie et probablement la physiologie sont très diverses. Quelques formes, hautement spécialisées, se sont adaptées à vivre dans des conditions très particulières. Ce sont avant tout les espèces lichénophages et les espèces pollinivores. Dans ces deux groupes se trouvent des espèces de mieux en mieux adaptées à leurs milieux. Parmi les premières, ce sont *Domitorina plantivaga* et *Pirnodus detectidens* qui passent toute leur vie ou une grande partie de leur vie dans des cellules creusées dans le Lichen; parmi les secondes, ce sont surtout *Saxicolestes pollinivorus* et *Litholestes altitudinis* qui vont picorer à la belle saison les grains de pollen répandus sur les rochers ensoleillés.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Dans ce travail, nous avons voulu étudier les Oribates saxicoles et arboricoles.

Nous avons choisi les Acariens Oribates pour plusieurs raisons :

dans les milieux saxico-arboricoles, ce sont, de tous les arthropodes terrestres, les mieux représentés. Tous les prélèvements de Mousses ou de Lichens en contiennent quelles que soient les conditions de substrat ou d'orientation. De nombreuses espèces se récoltent aussi sur les surfaces lisses des rochers ou des troncs d'arbres. On peut donc les considérer comme l'élément le plus caractéristique de la microfaune arthropodienne des épiphytes et des épilithes.

Les Oribates sont aussi des animaux à caractères morphologiques nets et nombreux. Ils ont de nombreux organes orthotaxiques, c'est-à-dire qui sont en nombre fixe et ont un emplacement fixe. L'homologie de ces organes, espèce à espèce ou stase à stase se fait bien souvent sans ambiguïté et peut permettre une étude assez précise de systématique évolutive. Le développement des Oribates obéit à un certain nombre de lois générales mises en évidence par les travaux de GRANDJEAN. Les caractères chétotaxiques revêtent une importance particulière. Grâce à la précision de ces recherches, une classification naturelle et phylogénétique des Oribates a pu être amorcée, classification certes incomplète et provisoire puisqu'elle ne porte que sur un tout petit nombre d'espèces, et surtout d'espèces européennes, mais excellent outil de travail.

Les stases immatures sont, enfin, très différentes des adultes et permettent, lorsqu'elles peuvent être déterminées, des considérations intéressantes sur l'activité des populations étudiées. Il est indispensable, à notre avis, dans tout travail écologique de tenir compte des stases immatures. Celles-ci sont souvent oubliées, même chez les Oribates où elles sont pourtant assez bien connues.

Nous avons choisi les milieux saxicoles et arboricoles et plus précisément les épiphytes et les épilithes pour plusieurs raisons également :

tout d'abord, les Oribates y sont moins nombreux que dans les milieux édaphiques. Comme leur étude morphologique est très longue, si on veut qu'elle soit précise et intéressante, le travail du systématicien s'en trouve allégé. De plus, ces milieux ont fait l'objet d'un petit nombre de travaux seulement, contrairement aux milieux du sol qui ont été déjà beaucoup prospectés, ce qui s'accompagne d'un grand nombre d'espèces insuffisamment décrites et d'une

grande confusion dans la systématique. Pour cette même raison, il nous a semblé indispensable de préciser les caractéristiques de cette microfaune saxico-arboricole et d'en faire un travail d'ensemble qui nous permette de répondre aux questions suivantes : les Oribates saxico-arboricoles forment-ils un ensemble nettement différent des Oribates des milieux édaphiques ? Y a-t-il dans cet ensemble des peuplements différenciés, des associations distinctes ? Ces Oribates présentent-ils des caractères morphologiques qui leur sont propres, des spécialisations, des adaptations ? Ont-ils des comportements particuliers ?

L'intérêt des milieux saxico-arboricoles vient aussi de ce qu'ils sont plus faciles à analyser à cause de leur faible épaisseur et de leur isolement. Ces caractères permettent de faire, en quelque sorte, de l'expérimentation sur le terrain. Les facteurs agissant sur le milieu, c'est-à-dire le substrat, l'habitat et les facteurs climatiques et microclimatiques sont dissociés facilement, et l'importance plus ou moins grande de chacun de ces facteurs, mise en évidence.

Une région comme celle des Pyrénées-Orientales, où nous avons fait la plus grande partie de ces recherches, permet de faire varier ces différents facteurs dans une zone très limitée, de telle sorte que les facteurs biogéographiques et historiques n'entrent pas en ligne de compte.

Dans la première partie, nous avons donc surtout insisté sur les caractéristiques physiques et les conditions de vie dans les milieux saxico-arboricoles.

L'insolation directe est le facteur principal qui conditionne le microclimat. Quel que soit le substrat, l'habitat ou l'altitude, les milieux saxico-arboricoles exposés à l'insolation seront soumis à des températures nettement supérieures à celles qui règnent dans les autres milieux, et par là même, à de fortes variations de température et de degré hygrométrique. Par contre, les milieux non soumis à l'insolation ont des températures et des degrés hygrométriques voisins de ceux de l'air ambiant. Les variations y sont beaucoup plus faibles, mais toutefois bien supérieures à celles qui existent dans les milieux édaphiques.

Les facteurs substratiques jouent également un rôle important. La porosité, la capacité calorifique, la conductibilité thermique des roches, les propriétés physiques des écorces interviennent dans l'établissement du microclimat.

L'habitat joue un rôle de protection et de réserve de nourriture. Nous avons divisé les habitats en trois catégories différant par les possibilités qu'ils sont susceptibles d'offrir à la microfaune qui les peuplent.

L'isolement et la taille réduite de ces habitats les distinguent aussi des habitats édaphiques. Les possibilités de migrations y sont beaucoup moins grandes et la nourriture moins abondante et variée.

Les conditions de vie dans les milieux saxicoles et arboricoles sont donc beaucoup plus rudes que dans les milieux édaphiques, mais elles sont très variées.

La microfaune de ces milieux comprend deux éléments prin-

cipaux, la microfaune aquatique avec des Protozoaires, des Nématodes, des Rotifères et des Tardigrades, et la microfaune terrestre avec surtout des Acariens et des Collemboles. Ces deux peuplements sont pratiquement indépendants l'un de l'autre.

Dans la deuxième partie de ce travail, nous avons cherché à connaître les caractéristiques écologiques des Oribates saxico-arboricoles. Nous avons pour cela récolté, trié et analysé plus de 700 prélèvements, travail qui a occupé la plus grande partie de notre temps.

Nous avons tout d'abord comparé la faune saxico-arboricole à la faune du sol et nous nous sommes limité pour cela à la forêt de la Massane.

Nous pouvons affirmer après ces recherches, que les faunes saxico-arboricoles d'une part et la faune édaphique d'autre part sont nettement séparées. Les Oribates édaphiques représentent 68,4 % de la faune totale, et les Oribates saxico-arboricoles 24,4 %. Les espèces se rencontrant aussi bien dans un milieu que dans l'autre sont peu nombreuses et ne représentent que 7,2 % de l'ensemble. Ces résultats ne tiennent pas compte des milieux intermédiaires où les deux faunes sont mélangées et où toute analyse devient impossible.

Faunistiquement, les Oribates édaphiques ont un nombre d'Oribates inférieurs beaucoup plus grand que les Oribates saxico-arboricoles, et 80 % des Oribates inférieurs récoltés à la Massane sont récoltés dans le sol.

D'une manière générale, les milieux saxicoles présentent une faune plus riche que les milieux arboricoles, tout au moins quand il s'agit d'Oribates. Le plus souvent, les espèces se rencontrent aussi bien dans les Mousses que dans les Hépatiques ou les Lichens, sauf si la nourriture est constituée par l'habitat lui-même, ce qui, par exemple, est le cas des espèces lichénophages.

Les Oribates sont d'excellents indicateurs écologiques dans les milieux saxico-arboricoles. Nous avons distingué des peuplements simples formés par des espèces ayant peu ou pas du tout d'affinités écnétiques avec les autres espèces, et des peuplements complexes constitués par plusieurs espèces ayant entre elles une grande affinité écnétique. La présence des différents peuplements est sous la dépendance de nombreux facteurs parmi lesquels les plus importants sont les facteurs abiotiques (température et degré hygrométrique) et biotiques (régime alimentaire). La sensibilité des Oribates aux facteurs abiotiques nous a amené à utiliser des termes plus précis que ceux employés généralement en écologie animale. L'anectoxérie, l'anectohygie, l'anectothermie et l'anectocrymie plus ou moins fortes des espèces permettent de comprendre la diversité des peuplements.

Dans la forêt de la Massane, nous avons distingué six peuplements simples, caractérisés par la présence d'une seule espèce abondante et cinq peuplements complexes comprenant plusieurs espèces abondantes. Soumis à une analyse précise et rigoureuse, les Oribates saxico-arboricoles ne se présentent donc pas comme un

tout homogène simplement distinct de la faune édaphique, mais comme un ensemble complexe de formes ayant des exigences écologiques bien précises.

Ce caractère a été également mis en lumière par l'étude comparée de la faune de la forêt de la Massane avec celle de la région de Banyuls d'une part, et celle des régions de haute montagne d'autre part. Ces trois régions nettement différenciées du point de vue climatique présentent un certain nombre d'espèces communes qui ne correspondent pourtant qu'au quart de l'ensemble de la faune. Le nombre d'espèces propres à chacune des régions est relativement élevé (entre 17 % et 18,5 %). Nous pouvons pourtant souligner que le seul facteur différant profondément entre les trois régions concerne les basses températures. La répartition des Oribates en altitude est sous la dépendance de leur anectocrymie, c'est-à-dire de leur réaction vis-à-vis des basses températures.

L'étude de quelques prélèvements en dehors de ces trois régions ne nous permet pas de faire des considérations d'ordre biogéographique. Nous pouvons toutefois constater que certaines espèces qui sont nettement édaphiques dans certaines régions, sont saxico-arboricoles dans d'autres, vraisemblablement sous l'influence de conditions microclimatiques différentes.

Après avoir précisé l'écologie, dans notre région, des Oribates saxico-arboricoles, nous avons, dans la troisième partie, donné leurs caractéristiques faunistiques, morphologiques, éthologiques et biologiques.

Nous avons déjà signalé que les Oribates inférieurs saxico-arboricoles étaient peu nombreux. Leurs espèces sont pratiquement limitées aux trois genres *Camisia*, *Trhypochthonius* et *Trimalaconothrus*. Sur 70 espèces d'Oribates saxico-arboricoles que nous avons récoltées, huit seulement appartiennent aux Oribates inférieurs. Parmi les Oribates supérieurs, un certain nombre de familles ont beaucoup de représentants saxico-arboricoles (*Zetorchestidae*, *Oribatulidae*), alors que d'autres familles au contraire ont très peu ou pas du tout de représentants dans ces milieux (*Belbidae*, *Oppiidae*). L'occupation de ces milieux s'est donc faite à partir des Oribates édaphiques, mais toutes les familles n'ont pas pu s'adapter avec un égal bonheur aux conditions de vie particulières qui caractérisent ces milieux.

Morphologiquement, la grande masse des Oribates saxico-arboricoles ne se distingue en rien des Oribates édaphiques. Pourtant quelques espèces, parmi les mieux adaptées à la vie dans ces milieux, présentent des caractères morphologiques originaux, caractères de spécialisations ou d'adaptations portant sur les différentes parties du corps. Les espèces les mieux adaptées appartiennent aux *Zetorchestidae* (*Saxicolestes*, *Litholestes*) et aux *Truncopidae* (*Pirnodus*).

Les espèces qui présentent des particularités morphologiques originales sont également celles qui nous montrent des caractéristiques éthologiques intéressantes. La spécialisation dans la nourriture a entraîné certaines d'entre elles à vivre dans des Lichens

crustacés (espèces lichénophages), d'autres à picorer les grains de pollen sur les rochers nus (espèces pollinivores). La diversité de comportement des quelques espèces que nous avons pu observer nous permet de penser que la faune saxico-arboricole n'a pas fini de nous apporter des surprises et des nouveautés en matière d'éthologie.

ANNEXES

ANNEXE I

ESPÈCES RÉCOLTÉES A LA MASSANE

NOM DE L'ESPÈCE	NOMBRE DE PRÉLÈVEMENTS		
	Total	Sol	Rocher + arbre
<i>Hypochthonius luteus</i> Oudemans	2	1	1
<i>Hypochthonius rufulus</i> C.L. Koch	11	11	
<i>Eniochthonius minutissimus</i> (Berlese)	18	18	
<i>Liochthonius horridus</i> (Sellnick)	10	10	
<i>Liochthonius</i> sp. divers	67	64	3
<i>Brachychthonius berlesei</i> Willmann	9	9	
<i>Brachychthonius jugatus</i> var. <i>suecicus</i> Fors.	24	23	1
<i>Brachychthonius hungaricus</i> (Bal.)	10	10	
<i>Brachychthonius</i> cf. <i>berlesei</i> Willm.	14	14	
<i>Brachychthonius</i> cf. <i>italicus</i> Berl.	6	6	
<i>Brachychthonius zelawaiensis</i> Sellnick	2	2	
<i>Synchthonius</i> sp.	3	3	
<i>Cosmochthonius reticulatus</i> Grandjean	5	3	2
<i>Atopochthonius artiodactylus</i> Grandjean	4	4	
<i>Eulohmannia ribagai</i> Berlese	4	4	
<i>Gehypochthonius rhadamanthus</i> Jacot	4	4	
<i>Mesoplophora pulchra</i> Sellnick	3	2	1
<i>Oribotritia berlesei</i> (Michael)	1	1	
<i>Euphthiracarus cribrarius</i> (Berlese)	1	1	
<i>Pseudotritia ardua</i> (C.L. Koch)	19	19	
<i>Pseudotritia duplicata</i> Grandjean	15	15	
<i>Pseudotritia minima</i> (Berlese)	6	6	
<i>Phthiracarus anonymum</i> Grandjean	27	27	
<i>Phthiracarus</i> cf. <i>ferrugineus</i> C.L. Koch	7	7	
<i>Phthiracarus</i> cf. <i>laevigatus</i> C.L. Koch sp. A	30	28	2
<i>Phthiracarus</i> cf. <i>laevigatus</i> C.L. Koch sp. B	4	4	
<i>Phthiracarus</i> cf. <i>stramineus</i> (C.L. Koch)	4	4	
<i>Steganacarus anomalus</i> (Berlese)	7	7	
<i>Steganacarus magnus</i> (Nicolet)	23	23	
<i>Steganacarus</i> cf. <i>thoreau</i> i Jacot	5	5	
<i>Steganacarus striculum</i> (C.L. Koch)	4	4	
<i>Nothrus palustris</i> C.L. Koch	1	1	

NOM DE L'ESPÈCE	NOMBRE DE PRÉLÈVEMENTS		
	Total	Sol	Rocher + arbre
<i>Nothrus pulchellus</i> (Berlese)	1	1	
<i>Nothrus cf. borussicus</i> Selln.	2	2	
<i>Nothrus silvestris</i> Nicolet	9	9	
<i>Camisia biverrucata</i> (C.L. Koch)	1	1	
<i>Camisia horrida</i> (Hermann)	24	2	22
<i>Camisia invenusta</i> (Mich.)	9		9
<i>Camisia segnis</i> (Hermann)	4		4
<i>Camisia spinifer</i> (C.L. Koch)	2	2	
<i>Nanhermannia nanus</i> (Nicolet)	33	33	
<i>Nanhermannia nana</i> auctor.	1	1	
<i>Nanhermannia pectinata</i> Strenzke	20	20	
<i>Trhypochthonius tectorum</i> (Berlese) ..	4		4
<i>Malaconothrus gracilis</i> V.D. Hammen ..	28	26	2
<i>Malaconothrus</i> sp. A et sp. B	6	6	
<i>Trimalaconothrus saxosus</i> Knülle	4		4
<i>Trimalaconothrus</i> sp. A	5	3	2
<i>Trimalaconothrus</i> sp. B	3		3
<i>Hermanniella dolosa</i> Grandjean	8	8	
<i>Liodes theleproctus</i> (Hermann)	33	2	31
<i>Poroliodes farinosus</i> (C.L. Koch)	16		5
<i>Platyliodes scaliger</i> (C.L. Koch)	17		15
<i>Arthrodamaeus cf. reticulatus</i> (Berl.) ..	19	18	1
<i>Aleurodamaeus setosus</i> (Berlese)	3	3	
<i>Plesiodamaeus craterifer</i> (Haller)	8	8	
<i>Licnodamaeus costula</i> Grandjean		10	
<i>Licnobelba alestensis</i> Grandjean	17	17	
<i>Belba</i> sp.	5	5	
<i>Damaeus auritus</i> C.L. Koch	1	1	
<i>Damaeus clavipes</i> (Hermann)	2	2	
<i>Damaeus cf. kulczynskii</i> Grandj.	25	25	
<i>Damaeus</i> sp. A	4	4	
<i>Damaeus cf. berlesei</i> Mich.	12	12	
<i>Porobelba spinosa</i> (Sellnick)	18	15	3
<i>Metabelba papillipes</i> (Nicolet)	20	20	
<i>Metabelba platynotus</i> Grandjean	1	1	
<i>Hungarobelba visnyai</i> (Balogh)	3	3	
<i>Cepheus cepheiformis</i> (Nicolet)	6	6	
<i>Protocepheus hericius</i> (Michael)	1		1
<i>Ommatocepheus ocellatus</i> (Michael) ..	20		20
<i>Niphocepheus nivalis delamarei</i> Travé.	8		8
<i>Nellacarus costulatus</i> Travé	16	16	
<i>Nellacarus pyrenaicus</i> Travé	2	2	
<i>Gustavia fusifer</i> (C.L. Koch)	4	4	
<i>Microzetorchestes</i> sp. adultes	7	5	2
<i>Microzetorchestes</i> sp. immatures ?	6		6
<i>Saricolestes</i> sp. immature	1		1
<i>Zetorchestidae</i> n.g.	2		2
<i>Eremaeus hepaticus</i> C.L. Koch	49	29	20
<i>Eremaeus oblongus</i> C.L. Koch	10		10
<i>Eremaeus</i> sp.	37	17	20

NOM DE L'ESPÈCE	NOMBRE DE PRÉLÈVEMENTS		
	Total	Sol	Rocher + arbre
<i>Eremaeus translamellatus</i> (?) Hammer	1		1
<i>Tricheremeus serratus</i> (Michael)	2		2
<i>Ctenobelba pectinigera</i> (Berlese)	10	9	1
<i>Ctenobelba</i> sp.	8	8	
<i>Caleremaeus monilipes</i> (Michael)	25		25
<i>Fosseremus laciniatus</i> (Berl. selon Paoli)	3	3	
<i>Ceratoppia bipilis</i> (Hermann)	19	3	15
<i>Liacarus coracinus</i> (C.L. Koch)	18	18	
<i>Liacarus xylariae</i> (Schranck) auct. ...	16	14	2
<i>Xenillus clypeator</i> Rob.-Des.	24	21	3
<i>Xenillus discrepans</i> Grandjean	12	1	11
<i>Xenillus tegeocranus</i> (Hermann)	31	30	1
<i>Carabodes coriaceus</i> C.L. Koch var. ..	12	11	1
<i>Carabodes labyrinthicus</i> (Michael)	9	3	6
<i>Carabodes marginatus</i> (Michael)	9	5	4
<i>Carabodes minusculus</i> Berlese	6	1	5
<i>Carabodes</i> cf. <i>areolatus</i> Berl.	10	9	1
<i>Carabodes</i> cf. <i>reticulatus</i> Berl.	6	6	
<i>Odontocephus elongatus</i> (Michael) ...	31	24	7
<i>Oppia</i> groupe <i>bicarinata</i> (Paoli)	38	33	5
<i>Oppia</i> sp. A	19	19	
<i>Oppia</i> sp. A aff.	9	9	
<i>Oppia minus</i> (Paoli)	49	48	1
<i>Oppia minus</i> (Paoli) var.	8	8	
<i>Oppia nitens</i> C.L. Koch	50	50	
<i>Oppia nova</i> (Oudemans)	33	33	
<i>Oppia ornata</i> (Oudemans)	10	1	9
<i>Oppia quadricarinata</i> (Michael)	43	37	6
<i>Oppia</i> cf. <i>falcata</i> (Paoli)	3	1	2
<i>Oppia</i> cf. <i>fasciata</i> (Paoli)	39	38	1
<i>Oppia</i> cf. <i>insculpta</i> (Paoli)	25	25	
<i>Oppia subpectinata</i> (Oudemans)	41	39	2
<i>Suctobelba duplex</i> Strenzke	2	2	
<i>Suctobelba nasalis</i> Forsslund	4	4	
<i>Suctobelba</i> sp. A 1	9	9	
<i>Suctobelba</i> sp. A 2	5	5	
<i>Suctobelba</i> sp. A 3	13	13	
<i>Suctobelba subcornigera</i> Forsslund ...	24	24	
<i>Suctobelba trigona</i> (Michael)	32	28	4
<i>Autogneta parva</i> Forsslund	8	5	3
<i>Cosmogmeta impedita</i> Grandjean	4	4	
<i>Tetracondyla dorni</i> (Balogh)	4		4
<i>Thyrisoma lanceolata</i> (Michael)	2		2
<i>Cultroribula</i> sp.	4	4	
<i>Tectocephus cuspidentatus</i> Knülle + T. <i>minor</i> Berlese	16	16	
<i>Tectocephus sarekensis</i> Trägårdh ...	38	19	19
<i>Tectocephus velatus</i> (Michael)	42	31	11
<i>Cymbaeremaeus cymba</i> (Nicolet)	58	4	54
<i>Scapheremaeus</i> cf. <i>patella</i> Berlese	6		6

NOM DE L'ESPÈCE	NOMBRE DE PRÉLÈVEMENTS		
	Total	Sol	Rocher + arbre
<i>Microeremus brevipes</i> (Michael)	3		3
<i>Licneremaeus lichnophorus</i> (Michael) .	4	4	
<i>Scutovertex</i> sp. A	40	15	25
<i>Provertex delamarei</i> Travé	10	"	10
<i>Achipteria coleoptrata</i> (Linné)	54	53	1
<i>Achipteria italica</i> (Oudemans)	2	1	1
<i>Achipteria nitens</i> (Nicolet)	7	7	
<i>Parachipteria petiti</i> Travé	14		14
<i>Parachipteria punctata</i> (Nicolet)	4	4	
<i>Cerachipteria digita</i> Grandjean	26	26	
<i>Pseudachipteria magna</i> (Sellnick)	4		4
<i>Pelops acromios</i> (Hermann)	21	5	16
<i>Pelops acromios</i> (Hermann) var.	4		4
<i>Pelops</i> sp. A	30	29	1
<i>Pelops duplex</i> Berlese	10	10	
<i>Pelops</i> cf. <i>plicatus</i> (C.L. Koch)	2	2	
<i>Oribatella berlesei</i> (Michael) auct.	15	15	
<i>Oribatella sexdentata</i> Berlese	2	2	
<i>Ophidiotrichus connexus</i> (Berlese)	5	5	
<i>Joelia fiorii</i> (Coggi)	4	4	
<i>Ceratozetes gracilis</i> (Michael)	12	12	
<i>Ceratozetes</i> cf. <i>cisalpinus</i> Berlese	5	5	
<i>Ceratozetes</i> sp. A	1	1	
<i>Trichoribates incisellus</i> (Krammer) ...	3	2	
<i>Trichoribates</i> sp. A	3		1
<i>Trichoribates</i> sp. D	1		3
<i>Trichoribates trimaculatus</i> (C.L. Koch) .	34	11	1
<i>Sphaerozetes</i> sp.	17	2	23
<i>Humero Bates</i> <i>rostrilamellatus</i> Grand- jean	72	23	15
<i>Lepidozetes singularis</i> Berlese	23	6	49
<i>Mycobates parmeliae</i> (Michael)	40		17
<i>Minunthozetes pseudofusiger</i> (Schwei- zer)	10	10	40
<i>Minunthozetes semirufus</i> (C.L. Koch) .	34	33	1
<i>Punctoribates</i> sp.	17	16	2
<i>Chamobates</i> sp. A	11	9	
<i>Chamobates</i> cf. <i>pusillus</i> (Berlese)	6	6	
<i>Chamobates</i> sp. B	4	3	1
<i>Chamobates</i> cf. <i>tricuspidatus</i> Willmann .	12	2	10
<i>Chamobates</i> cf. <i>voigtsi</i> Oudemans	11	5	6
<i>Galumna</i> cf. <i>tarsipennata</i> Oudemans .	2		2
<i>Acrogalumna longiplumus</i> (Berlese) ..	27	27	
<i>Pilogalumna tenuiclavus</i> (Berlese) ...	16	15	1
<i>Vaghia simplex</i> Travé	5	3	2
<i>Neoribates</i> sp.	4	3	1
<i>Haplozetes vindobonensis</i> Willmann ..	40	40	
<i>Protoribates lophotrichus</i> (Berlese) ..	2	2	
<i>Protoribates</i> sp. A	5	5	
<i>Scheloribates laevigatus</i> (C.L. Koch) ..	12	12	

	NOMBRE DE PRÉLÈVEMENTS		
	Total	Sol	Rocher + arbre
<i>Scheloribates</i> sp.	15	11	4
<i>Topobates</i> sp.	2	2	
<i>Hemileius initialis</i> (Berlese)	63	56	7
<i>Paraleius leontonycha</i> (Berlese)	1		1
<i>Metaleius strenzkei</i> Travé	3		3
<i>Dometorina plantivaga</i> (Berlese)	17	1*	16
<i>Liebstadia humerata</i> (Sellnick)	13	9	4
<i>Oribatula exsudans</i> Travé	23		23
<i>Oribatula pannonica</i> Willmann	11	8	3
<i>Oribatula parisi</i> Travé	6		6
<i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet)	78	65	13
<i>Zygoribatula exarata</i> Berlese	3	2	1
<i>Zygoribatula exilis</i> (Nicolet)	32	4	28
<i>Phauloppia lucorum</i> (C.L. Koch)	40	5	35
<i>Phauloppia coineau</i> Travé	3		3
<i>Phauloppia saxicola</i> Travé	4		4
<i>Pirnodus detectidens</i> Grandjean	40		40

* Prélèvement contenant le plus souvent 1 exemplaire isolé tombé d'un arbre ou d'un rocher voisin.

ANNEXE II

LISTE DES PRINCIPAUX PRÉLÈVEMENTS

MASSANE ET ENVIRONS

FORÊT DE LA MASSANE

1/5/1954

- A1 Litière au sol en sous-bois.
- A2 Terre au même endroit.
- A3 Mousses au sol près de la rivière.

13/5/1954

- B1 Litière au sol près de la rivière.
- B2 Litière au sol en sous-bois.
- B3 Litière au sol en sous-bois.
- B4 Terreau au sol près d'un arbre pourri.

29/5/1954

- C1 Mousses au sol près du ruisseau.
- C2 Litière au sol en sous-bois.
- C3 Litière dans un creux plein de Genêts en sous-bois.
- C4 Litière dans tronc d'arbre en sous-bois.
- C5 Humus en décomposition au sol en sous-bois.
- C6 Mousses au sol en haut du col.
- C7 Litière avec humus en sous-bois.

10/6/1954

- D1 Litière avec humus au sol en sous-bois.
- D2 Mousses sur rocher près de la rivière.
- D3 Humus et litière dans un tronc d'arbre en sous-bois.
- D4 Litière au sol en sous-bois.
- D5 Litière et humus dans un tronc d'arbre en sous-bois.
- D6 Humus au sol en sous-bois.

25/6/1954

- E1 Mousses au bord de la rivière.
- E2 Litière au sol en sous-bois.
- E3 Humus sous litière en sous-bois.
- E4 Litière au sol en sous-bois.
- E5 Terreau dans un trou en sous-bois.
- E6 Terreau dans un tronc de Hêtre en sous-bois.

17/7/1954

- F1 Terre au sol sous une pierre en sous-bois.

- F2 Mousses au sol en sous-bois.
 F3 Litière au sol contre un rocher près de la rivière.
 F4 Mousses au sol près du ruisseau.

10/8/1954

- G1 Humus sous litière en sous-bois.
 G2 Sol de prairie près du ruisseau.
 G3 Mousses au sol en sous-bois.
 G4 Terreau à radicelles au sol en sous-bois.
 G5 Bois en décomposition en sous-bois.
 G6 Morceaux d'écorce d'arbre, même endroit.
 G7 Décomposition à l'intérieur d'un tronc d'arbre en sous-bois.

5/10/1954

- H1 Mousses au bord du ruisseau.
 H2 Litière dans un ruisseau demi-sec près du ruisseau.
 H3 Terreau au même endroit.
 H4 Macrophytes au même endroit.
 H5 Terre sous une pierre au même endroit.

27/10/1954

- I1 Macrophytes au sol en sous-bois.
 I2 Mousses au sol au pied d'un rocher même endroit.
 I3 Terre au sol sous le rocher au même endroit.
 I4 Humus sous litière en forêt.
 I5 Mousses et terre entre deux rochers près de la cascade.
 I6 Litière au pied d'un rocher en sous-bois.

12/11/1954

- J1 Mousses au sol, au pied d'un rocher en sous-bois.

17/12/1954

- K1 Litière dans du Houx, près du ruisseau.
 K2 Litière et terre au sol en sous-bois.
 K3 Mousses et terre au bord du ruisseau.
 K4 Décomposition d'arbre coupé en sous-bois.
 K5 Terre sous une pierre au même endroit.
 K6 Litière au sol en sous-bois.

11/1/1955

- L1 Mousses sur rocher près du ruisseau.

1/9/1955

- Q1 Mousses et Hépatiques près du ruisseau.
 Q2 Litière dans une cavité humide près du ruisseau.
 Q3 Terre sous une pierre au même endroit.
 Q4 Lichens sur un gros arbre en sous-bois.
 Q5 Lichens sur racine, même arbre.

17/9/1955

- R1 Litière au sol en sous-bois.
 R2 Écorce de Chêne sur arbre mort en sous-bois.
 R3 Terreau et radicelles au pied d'un arbre en sous-bois.
 R4 Terre, Mousses, Hépatiques et Graminées sous un Hêtre.
 R5 Lichens et écorce sur *Acer monspessulanum* au col.

21/12/1955

- S1 Litière humide et décomposée près de la rivière.
- S2 Bois décomposé, terreau au sol en sous-bois.
- S3 Mousses sur un Chêne pubescent dans la zone sèche de la forêt.
- S4 Lichens sur arbres et rochers au même endroit.

27/1/1956

- T1 Humus sous la litière au col de la Place d'Armes.
- T2 Mousses et Graminées avec terre, sur rocher au col.
- T3 Litière sèche près du col.

28/3/1956

- U1 Litière dans zone humide près de la rivière.
- U2 Mousses au pied des rochers un peu plus loin que U1.
- U3 Terre et décomposition d'arbres aux pieds de petits Hêtres.

12/12/1956

- Xa Litière sur le chemin de la forêt.

29/1/1957

- AAa Brossage, sur Erable, formé d'écorces et de débris de Lichens, au col.
- AAb Brossage de quelques Hépatiques sur même arbre, côté ombre.
- AAc Brossage sur Chêne rouvre, côté ensoleillé, au col.
- AAd Brossage sur Hêtre lisse, au bas de la forêt.
- AAe Brossage de quelques Lichens sur rocher, au col.
- AAf Brossage d'Hépatiques sur Hêtre, au bas de la forêt.
- AA1
- AA2 Terre humide prélevée sous AA1.
- AA3 Terre avec quelques racines au même endroit que AA1.
- AA4 Mousses et racines sur rochers et au bord de la rivière.

12/2/1957

- ABa Brossages sur rochers près de la rivière.
- ABb Brossages de Lichens et de Mousses sur éboulis un peu plus bas.
- ABc Brossages sur rochers près de la cascade, Lichens crustacés.
- AB1 Mousses sur rochers côté Nord au même endroit que ABa.
- AB2 Litière légèrement humide en sous-bois.
- AB3 Terre et humus pris sous la litière AB2.
- AB4 Terre peu humide avec racines et cailloux prise sous AB3.

28/2/1957

- ACa Brossage sur rocher près de la rivière.
- AC1 Coupe gazon humide (Mousses, Hépatiques et Macrophytes) près du ruisseau.
- AC2 Terre avec nombreuses racines au même endroit.
- AC3 Terre prise sous un caillou au même endroit.
- AC4 Litière dans un trou d'arbre au bord du chemin.

5/3/1957

- ADc Brossage sur rocher au col de la Place d'Armes.
- AD1 Coupe. Litière supérieure (20 cm) près de la rivière.

- AD2 Mème coupe. Litière inférieure humide.
 AD3 Terreau humide et froid au même endroit.
 AD4 Mousses sèches avec terre sur rocher horizontal près de AD1.

30/3/1957

- AEa Récolte directe sur face enfoncée d'une pierre plate, près de la rivière.
 AEb Récolte directe dans les interstices de la même pierre.
 AEc Brossage de Lichens sur grand rocher au col de la Place d'Armes.
 AE1 Coupe. Feuilles très sèches en haut de la forêt près du col.
 AE2 Terreau assez humide sous-jacent.
 AE3 Mousses et terre sèches à côté de AE1.
 AE4 Plantes et terre sur grand rocher au col de la Place d'Armes.

13/4/1957

- AF1 Aiguilles de Pins au coin Sud supérieur de la réserve.
 AF2 Mousses humides au sol, sur racines d'Aulne, près de la rivière.
 AF3 Terre et racines sous-jacentes.
 AF4 Terre et Mousses dans mare près de la rivière.

25/4/1957

- BA1 Gazon au bas de la forêt près de la rivière.
 BA2 Terre sous-jacente.
 BA3 Terre profonde au même endroit.
 BA4 Mousses, feuilles, racines au bord de l'eau immergées en partie.
 BA5 Mousses aquatiques au même endroit.

7/5/1957

- BBa Brossage sur rocher de maigres Lichens.
 BBb Brossage sur plaques de *Parmelia*, même rocher, plus bas.
 BBc Brossage de Lichens sur rochers de la cascade.
 BBd Brossage de Lichens et Mousses secs sur roche tabulaire, même endroit.
 BBe Brossage rocher côté Nord, au col de la Place d'Armes.
 BBf Brossage d'Erable côté Sud, au même endroit.
 BB1 Mousses sèches sur rocher côté Nord, près de la rivière.
 BB2 Litière en sous-bois à mi-forêt.
 BB3 Humus pris sous la litière BB2.
 BB4 Terre prise sous BB3.

31/5/1957

- BCa Brossage rocher près de la rivière.
 BCb Brossage grand rocher en surplomb près de la rivière.
 BC1 Prélèvement surface du sol couverte d'eau près du ruisseau.
 BC2 Humus sous-jacent, peu épais.
 BC3 Terre sous-jacente.
 BC4 Litière sèche dans un trou d'arbre au bord du chemin.

15/6/1957

- BDa Lichens encroûtants sur gros rocher face Sud, près de la rivière.
 BDb Lichens au même endroit.

- BDe Recherche à vue sur tout le rocher.
 BD1 }
 BD2 } Litières très humides au bord de la rivière.
 BD3 Humus sous-jacent.
 BD4 Mousses sur rocher près de la rivière.
 BD5 Morceaux d'arbres pourris au sol, au col de la Place d'Armes.
- 2/7/1957
 BEa Gros Lichens sur rocher tabulaire au col de la Place d'Armes.
 BEb Lichens crustacés au col de la Place d'Armes.
 BEc Brossage de Lichens sur rocher près du col de la Place d'Armes.
 BEd Brossage de Lichens sur rocher au pied de la cascade.
 BEe Brossage de Mousses, Hépatiques, Lichens, en sous-bois près du col des Berdarols.
 BE1 Litière très sèche, en haut de la forêt près du col de la Place d'Armes.
 BE2 Terre légèrement humide sous-jacente.
 BE3 Mousses et terre sèches à côté de BE1.
 BE4 Plantes et terre sèches sur grand rocher au col de la Place d'Armes.
- 18/7/1957
 BFa Brossage de Lichens sur rocher exposé au Nord dans les Pins d'Autriche.
 BFb Brossage de Lichens sur rochers au même endroit.
 BFc Brossage d'Hépatiques et Mousses sur rocher dans le sous-bois.
 BF1 Aiguilles de Pins et terre au coin Sud supérieur de la réserve.
 BF2 Mousses au sol sur racines d'Aulne près de la rivière.
 BF3 Terre et racines sous-jacentes.
 BF4 Terre dans une mare près de la rivière.
- 27/7/1957
 CAa Ecorce de *Acer monspessulanum* face Sud au col de la Place d'Armes.
 CAb Même prélèvement, mais sur le côté Nord.
 CAc Lichens sur rochers surplombant la forêt de Chênes.
 CAd Mousses, Hépatiques, Lichens sur tronc de Chêne au Nord.
 CAe Lichens secs sur rocher face Nord surplombant la forêt.
 CA1 Mousses, Graminées et terre au bas de la forêt.
 CA2 Humus sous-jacent.
 CA3 Terre sous-jacente.
 CA4 Mousses et racines sur rochers au bord de la rivière.
 CA5 Mousses aquatiques sur rocher à la cascade.
- 12/8/1957
 CBa Brossage de Lichens sur rocher près de la rivière.
 CBb Brossage de Lichens à la base de ce même rocher.
 CBc Brossage de maigres Lichens sur rocher vertical de la cascade.
 CB1 Brossage de Lichens (*Cladonia*) sur rocher près de la rivière.
 CB2 Litière sèche avec terre et morceaux de bois en sous-bois.
 CB3 Humus peu humide pris sous la litière CB2.
 CB4 Terre sous-jacente à côté de CB3.

27/8/1957

- CCa Brossage de Lichens et Mousses sur rocher au bord de la rivière.
- CCb Brossage sur rocher près de la rivière.
- CCc Brossage Mousses sèches sur même rocher que CCa, sur côté Nord.
- CCd Brossage sur le côté Nord d'un grand Hêtre au bas de la forêt.
- CCe Brossage de Lichens sur même arbre que CCd.
- CCf Brossage de Lichens sur un Hêtre à côté de CCd sur la face Est.
- CC1 Mousses, racines et terre assez humides près du ruisseau.
- CC2 Humus noir sous-jacent.
- CC3 Terre sous-jacente.
- CC4 Litière dans Chêne sec au bord du chemin.

7/9, 1957

- CDA Lichens et Mousses sur rocher isolé dans la prairie.
- CDB Brossages de Lichens sur le même rocher.
- CDC Brossage de Lichens sur un Chêne avec écorce enlevée.
- CCD Brossage de Lichens sur rocher granitique.
- CD1 Litière sèche au-dessous d'une dalle horizontale près de la rivière.
- CD2 Humus prélevé plus près de la rivière que CD1.
- CD3 Humus sous-jacent.
- CD4 Mousses sur rocher près de la rivière.

2/10/1957

- CEa Brossage de Lichens sur rocher au Col de la Place d'Armes.
- CEb Brossage de Lichens sur rocher vertical près de CEa.
- CEc Brossage de Lichens verts (*Cladonia*), même rocher.
- CEd Brossage de Lichens variés sur rocher en surplomb au col.
- CE1 Litière humide en haut de la forêt près du col.
- CE2 Terre sous-jacent, humide et noir.
- CE3 Mousse humide en coussinet en contre-bas d'un rocher même endroit.
- CE4 *Alsine* et terre sur grand rocher au col de la Place d'Armes.

29/10/1957

- CFa Brossage de Lichens sur rocher au N-O dans les Pins d'Aulne.
- CFb Brossage de Lichens sur rocher vertical face Nord.
- CFc Épaisse écorce de Pin enlevée et brossée à l'intérieur.
- CFd Mousses sèches près du ruisseau.
- CF1 Litière de Pin sèche et terre sous-jacente humide, au coin Sud supérieur de la réserve.
- CF2 Mousses humides au sol, sur racine d'Aulne près de la rivière.
- CF3 Terre humide et froide sous-jacente.
- CF1 Terre dans la mare peu remplie d'eau près de la rivière.

14/11/1957

- DAa Brossage de Lichens sur Grand Roc vertical, face Sud.
- DAb Brossage d'une anfractuosité face à la rivière au même endroit.

- DAC Petit tapis de Mousse (Grand Roc) dans zone d'écoulement
Sud très mouillée.
DAAd Lichens très imbibés dans le même écoulement.
DAe Mousses sur grand rocher au-dessous du Grand Roc.
DA1 Mousses, Graminées et terre au bas de la forêt.
DA2 Terre humide et brune sous-jacente.
DA3 Terre avec grosses racines sous DA2.
DA4 Racines et Mousses au pied d'un arbre près de DA3.
DA5 Mousses aquatiques sur rocher à la cascade.

26/11/1957

- DBa Lichens sur rocher près de la rivière.
DBb Brossage de Parméliacées à la base de ce même rocher.
DBc Brossage de Lichens sur rocher nu et lisse à la cascade.
DBd Brossage de Lichens sur rocher tabulaire au même endroit.
DBe Brossage sous une pierre légèrement enfoncée à côté de DBa.
DBf Brossage sous une pierre posée au sol au même endroit.
DBg Brossage sous une pierre enfoncée au même endroit.
DB1 Brossage de Mousses et de Lichens humides sur rocher
côté Nord.
DB2 Litière sèche et humide dans le sous-bois.
DB3 Terreau humide près de DB2.
DB4 Terre prise sous DB3.

13/12/1957

- DCa Brossage de Lichens sur rocher près de la rivière.
DCb Brossage à côté mais dans un endroit plus humide.
DCc Brossage de Mousses sur rocher près de la rivière.
DCd Brossage d'Hépatiques sur Hêtre, côté Nord, au bas de la
forêt.
DCE Brossage de Lichens gris fer sur le même arbre.
DCf Brossage de Lichens contigus à DCE.
DCg Brossage de Lichens sur un arbre à côté.
DCh Brossage sur une pierre plate au sol près de DCC.
DC1 Gazon de Mousses humides avec quelques Graminées près
du ruisseau.
DC2 Terreau humide et noir au même endroit.
DC3 Terreau au même endroit.
DC4 Litière sèche en surface, humide en profondeur dans Chêne
sec au bord du chemin.

28/12/1957

- DDa Brossage de Lichens (*Parmelia*) sur rocher isolé dans la
prairie.
DDb Prélèvement de Lichens sur le même rocher.
DDc Brossage de Lichens et écorce sur Chêne côté Sud.
DDd Brossage de Lichens sur rocher dans la forêt.
DDe Brossage sous une pierre légèrement enfoncée au même
endroit.
DDf Brossage sous une autre pierre.
DD1 Litière à côté d'une pierre près de la rivière.
DD2 Même coupe litière inférieure humide.
DD3 Humus au même endroit.
DD4 Mousses sur rocher à côté de AD1.

22/1/1958

- DEa Lichens sur rocher au col de la Place d'Armes.
- DEb Lichens (*Cladonia*) sur rocher vertical au même endroit.
- DEc Brossage de Lichens crustacés sur même rocher vertical.
- DEd Brossage de Lichens sur rocher en surplomb au même endroit.
- DE1 Coupe. Litière sèche, en haut de la forêt près du col.
- DE2 Terre sous-jacente.
- DE3 Coussinets de Mousses à côté de DE1.
- DE4 *Alsine* sur grand rocher au col de la Place d'Armes.

8/2/1958

- DFa *Pertusaria rupicola* sur plan incliné légèrement NW.
- DFb Lichens crustacés, grattés puis brossés sur rocher.
- DFc Brossage de Lichens sur rocher dans la forêt.
- DFd Ecorce de Pin brossée à l'intérieur.
- DF1 Litière sèche au coin Sud supérieur de la réserve.
- DF1 (bis) Terre et zone humide, humique sous la litière.
- DF2 Mousses au même endroit.
- DF3 Terre humide sous-jacente, au milieu des racines.
- DF4 Vase dans une mare près de la rivière.
- DF5 Renoncles en surface de la mare.

PIC DES QUATRE TERMES (1 157 m)

7/5/1958

- 4T.A1 Lichens crustacés sur rocher exposé à l'Est.
- 4T.A2 Lichens à l'ombre face Nord.
- 4T.A3 *Parmelia saxatilis* dans une anfractuosité au même endroit.
- 4T.A4 Mousses et Phanérogames au même endroit.
- 4T.A5 Brossage de maigres Lichens sur le même rocher.
- 4T.A6 Brossage de gros Lichen (*Cladonia*) sur un grand rocher.
- 4T.A7 Brossage de Lichens foliacés en bordure des précédents.
- 4T.A8 Brossage de *Pertusaria* sur arbre de la forêt des Quatre Termes.
- 4T.A9 Mousses, Lichens foliacés, Hépatiques, même arbre, face Nord.
- 4T.A10 Brossage arbre lisse à côté.

AMAS DE ROCHER PRÈS DU REFUGE

8/5/1958

- GR.A1 Lichens crustacés variés sur rocher face à la rivière.
- GR.A2 Lichens crustacés friables sur même rocher près de l'écoulement.
- GR.A3 Petite *Parmelia* au même endroit à 30 cm du sol.
- GR.A4 Parméliciées, Lichens crustacés, Mousses et Hépatiques.
- GR.A5 Petits Lichens en bouquet à droite de l'écoulement.
- GR.A6 Maigres Lichens crustacés sur la face Sud du rocher.
- GR.A7 Coussinets de Mousses à l'intérieur d'une petite marmite du rocher, au Sud.
- GR.A8 Grattage sélectif d'un Lichen crustacé autour d'une marmite au Nord.

8/5/1958

- Ma Récolte directe sous des pierres au-dessous de la baraque.
- Mb Récolte directe sous petit Hêtre à côté.

Mc	Récolte directe à la base d'un Hêtre derrière la baraque.
Md	Récolte directe sur rocher près d'un Hêtre au Nord de la baraque.
Me	Récolte directe <i>Pertusaria</i> sur grand arbre devant la baraque.
Mf	Sur même arbre à 1,50 m du sol.
Mg	Sous les rameaux du Hêtre.
Mi	Sous les rameaux de Houx.

COL DE L'OUILLAT (950 m)

20/5/1958

OA1	Petit coussinet de Mousses sur rocher exposé à l'Ouest.
OA2	Même rocher <i>Polytrichum juniperum</i> .
OA3	Même rocher <i>Barbula</i> et <i>Hypnum cupressiforme</i> .
OA4	Même rocher <i>Barbula nivalis</i> .
OA5	Même rocher <i>Hypnum cupressiforme</i> .
OA6	<i>Cladonia</i> et <i>Ceratodon purpurens</i> sur rocher un peu plus loin.
OA7	<i>Polytrichum piliferum</i> , même endroit.
OA8	<i>Orthotrichum</i> sp. sur rocher granitique.
OA9	<i>Frulania</i> au même endroit.
OA10	<i>Frulania dilatata</i> au même endroit sur rocher à l'ombre.
OA11	<i>Pterogonium ornithopodioides</i> sur rocher au-dessus de la route.
OA12	<i>Metzgeria</i> sur rocher.
OA13	Mousse sur rocher.
OA14	<i>Pertusaria</i> sur rocher.
OA15	Brin de Mousse au sol contre un rocher dans la Hêtraie.
OA16	<i>Bertramia pomiformis</i> , même endroit.
OA17	<i>Orthotrichum</i> , <i>Frulania dilatata</i> et <i>Radula</i> sur Hêtre.
OA18	<i>Leucodum morensis</i> sur une écorce au pied d'un Hêtre.
OA19	<i>Pteriginandrum filiforme</i> sur rocher dans la Hêtraie.
OA20	<i>Mnium</i> sp. sur rocher dans la Hêtraie.
OA21	Morceau de rocher enlevé.

MASSANE

4 au 6/9/1958

BRAa	Battage de branches de Hêtre vers la source de la rivière.
BRAb	Battage des branches d'un Chêne abattu à côté de BRAa.
BRAc	Oribate recueilli sous l'écorce du Hêtre.
BRAd	Battage sur un Pin abattu, sur le chemin des crêtes.
BRAe	Battage sur Houx au col d'Els Berderols.
BRA1	Mousses, sur Chêne abattu à 1 m du sol, sur la face inférieure.
BRA2	Lichen crustacé sur le même arbre, mais latéralement.
BRA3	Lichens crustacés sur amas de gros rochers.
BRA4	Lichens crustacés et variés sur côté ensoleillé.
BRA5	Lichen mou à apothécies rouges au bas de l'écoulement (à sec).
BRA6	Mousses sèches au même endroit.
BRA7	Lichen gris sur rocher à droite du prélèvement précédent.
BRA8	Hépatiques noires au même endroit.
BRA9	Mousses sèches sur rocher près de la rive gauche de la rivière.
BRA19	<i>Parmelia</i> à la base d'un Hêtre au même endroit.

- BRA11 *Parmelia* sur le même arbre, mais 1 m plus haut.
 BRA12 *Parmelia* et Hépatiques sur le même arbre.

25/9/1958

- BRB1 Morceau de bois récolté dans un Hêtre couché en haut de la forêt.
 BRB2 Prélèvement massif de bois et d'écorce sur ce Hêtre.
 BRB3 Battage des hautes branches de ce Hêtre.
 BRB4 Battage des branches du Chêne voisin.
 BRB5 Feuilles mortes de Hêtre à terre.
 BRB6 Battage des branches d'un Chêne mort couché au même endroit.
 BRB7 Battage de feuilles vertes de Hêtre, au même endroit.

8/5/1959

- BRC3 Récolte directe sous pierre, vers la cascade.

28/6/1959

- BRD3 Récolte directe sur arbre pendant la nuit.

29 et 30/59

- BRD4 Récolte sous les pierres au col del Pal.
 BRD5 Récolte sur les rochers au col del Pal.

10/2/1960

- BRE1 Morceaux d'écorces sur arbre abattu devant le refuge.
 BRE2 Morceaux d'écorces avec Mousses et Lichens prélevés sous la neige sur un tronc d'arbre couché.

COL DE L'OULLAT

14/4/1960

- OB1 Bois pourri à l'entrée de la forêt.
 OB2 Récolte directe dans la litière.
 OB3 Récolte directe sous les pierres.

21/7/1960

- OX Battage de Pin.
 OY Battage de Hêtre.

3/8/1960

- OZ Battage de Pin, Hêtre et Aubépine.

MASSANE

13/8/1960

- BRF Champignons au sol (*Polystictus perennis*), Réc. COINEAU Y.

1/12/1961

- M1 Lichens, Hépatiques, écorces, sur Chêne pubescent au col de la Place d'Armes; exposition au SE.
 M2 Lichens et écorces sur même arbre; exposition opposée.
 M3 *B. rupicola* sur schiste exposition Nord, rocher en surplomb.
 M4 Lichens sur même rocher, même exposition, incliné à 45°.
 M5 Mousses et Lichens sur pegmatites inclinées à 10° SE.
 M6 Mousses sur rocher voisin horizontal.

- M7 Lichens sur pegmatites inclinées à 45° E; même endroit.
- M8 Lichens sur pegmatites inclinées à 45° N.
- M9 Alsinées sur pegmatites horizontales, même endroit.
- M10 Rameaux de Chênes avec Lichens au-dessus de M 9.
- M11 Mousses sur pegmatites inclinées à 30° S dans la basse forêt.
- M12 Ecorce, Mousse et bois sur tronc d'arbre mort décomposé.
- M13 Mousses sur rocher sub-vertical N-NE au même endroit.
- M14 Lichens et écorces sur Erable au même endroit.
- M15 Lichens sur schiste incliné à 45° N dans la basse forêt.
- M16 Mousses sur le même rocher, même orientation.
- M17 Lichens sur racines d'un arbre devant le refuge, exposés au Nord.
- M18 Mousses au même endroit.
- M19 Lichens crustacés au même endroit.
- M20 Mousses sur même arbre, même orientation, à hauteur d'homme.
- M21 Lichen crustacé, même hauteur, orientation NE.
- M22 Lichen foliacé, même endroit, même orientation.
- M23 Lichens au même endroit.
- M24 Mousses et écorces d'arbre sur un gros Chêne près du refuge.
- M25 Ecorces et Lichens sur arbre couché pourrissant, même endroit.
- M26 Lichens crustacés et écorces au même endroit.
- M27 Lichens sur amas de gros rochers, face Ouest, inclinaison 20°.
- M28 Lichens sur même rocher, orienté Ouest, inclinaison 45°.
- M29 Lichens crustacés en haut du rocher, orientation Nord.
- M30 Mousses sur rocher suintant, orienté N-NO; inclinaison 30°.
- M31 Lichens prélevés au même endroit.
- M32 Lichens, même endroit.
- M33 Lichens, même endroit.
- M34 Lichens et Mousses sur rocher à la cascade, orienté N incliné à 45°.
- M35 Mousses et *Sedum hirsutum* au même endroit.
- M36 Mousses sous la cascade.
- M37 Lichens au sol, au-dessus de la cascade.
- M38 Mousses au sol, un peu plus haut que M37; orientation N.
- M39 Mousses sur rocher tabulaire côté N, près de la rivière.
- M40 Lichens prélevés au même endroit.
- M41 Lichens, Mousses et écorce d'arbre pourri.
- M42 Lichens et écorce sur Houx.
- M43 Hépatiques et écorce sur Houx.

RÉGION DE BANYULS

23/11/1955

- BAIL 1 Mousses sur rocher très humide à l'ombre. Baillaury.
- BAIL 2 Terre et petites plantes très humides sous un arbre.
- BAIL 3 Litière et humus de feuilles d'*Erica* sous un *Erica*.
- BAIL 4 Litière au pied d'un Frêne dans le lit de la rivière.

23/3/1956

- BR1 Brossage sur paroi rocheuse sur la route de Cerbère.
- BR2 Brossage de Lichens sur même rocher plus haut.

5/5/1956

- BR3 Lichens sur rocher dans le bois de Chêne-liège au-dessus du Laboratoire.
- BR4 Lichens jaunes pris sur rocher dans le même bois.
- BR5 Brossage sur rocher nu.
- BR6 Brossage sur un Chêne.

13/6/1956

- BR7 Récolte directe sous des pierres, toujours dans le bois.
- BR8 Récolte directe à la petite plage derrière le Laboratoire.

26/6/1956

- BR9 Récolte directe sur pierres dans le bois au-dessus du Laboratoire.

11/7/1956

- BR10 Récolte directe sous des pierres sèches au-dessus de la plage du Troc.
- BR11 Récolte directe sur les rochers de l'île à la nuit tombante.

12/7/1956

- BR12 Même endroit, mais du côté de la baie.
- BALANE Prélèvement sur rocher, zone des Balanes.

7/11/1956

- MADELOC Terre et Mousses au-dessus de la Fontaine des Chasseurs.

3/12/1956

- BAN1 Mousse dans le ruisseau qui passe sous la cuve du Laboratoire.
- BAN2 Litière de feuilles de Chêne dans la garrigue près de la cuve.

6/12/1956

- LAB01 Prélèvement de Macrophytes et terre dans le jardin du Laboratoire.
- LAB02 Litière d'aiguilles de Cyprès au même endroit.

5/12/1956

- RACOU Posidonies sèches sur la plage, loin de la rive.

24/1/1957

- BAN3 Racines humides et pourries sur terrain au-dessus du Laboratoire.

28/1/1957

- BAN4 Récolte directe sous pierres au-dessus de la villa du Laboratoire.

15/4/1957

- BAILL. *Ranunculus fluitans* sous le pont de la Baillaury.

13/2/1958

- GIN A1 Brossage sur schiste à la plage de la Ginastère.
- GIN A2 Brossage sur schiste à l'ombre, plus humide.
- GIN A3 Brossage rocher isolé sur la plage.

- GIN A4 Mème rocher, côté mer, zone des Balanes.
- GIN A5 Lichens secs sur l'aplomb de la falaise.
- GIN A6 Petits Lichens crustacés à côté de A5.
- GIN A7 Lichens grisâtre au-dessus des deux précédents.
- GIN A8 Lichens sur rocher au-dessus de A5.
- GIN A9 Prélèvements sous la zone des Balanes.

21/3/1958

- REIGT 1 Coussinet de Mousses sur un mur, sur la route de la Baillaury.
- REIGT 2 Lichens sur un mur de soutènement au mas.
- REIGT 3 Maigres Lichens sur grand rocher.
- REIGT 4 Lichens crustacés sur rocher.
- REIGT 5 Maigres Lichens sur grand rocher.
- REIGT 6 Lichens au même endroit.
- REIGT 7 Mousses au même endroit.

16/6/1958

- BAIL.1 Rochers calcaires sous les schistes bordant la route.
- BAIL.2 Schiste au-dessus de ce rocher calcaire.
- BAIL.3 Schiste très fin avec maigres lichens orienté E-SE

1/1959

- A1 Zone des Balanes, horizontale, mouillée, côté droit de la crique. Rech de Milan.
- A2 Prélèvement au même endroit, mais très sec, plus en arrière.
- A3 Sur la face Nord, zone battue par les embruns.

16/3/1959

- BAN A1 Brossage de Lichens crustacés sur schiste à la plage du Troc.
- BAN A2 Lichens crustacés sur le dôme du même rocher.
- BAN A3 Terre et algues saturées d'eau à l'arrivée du petit ruisseau à la plage du Troc.
- BAN A4 Brossage sur surface ensoleillée de rocher incliné 45° E-SE.
- BAN A5 Brossage sur partie humide à l'ombre au-dessus de A3.
- BAN A6 Terre, Algues, Lichens et feuilles de Plantaginée saturées d'eau.
- BAN A7 Grains de sable schisteux en surplomb à 7 m au-dessus de la mer.
- BAN A8 Lichens sur rocher à 20 m au-dessus de la mer, exposé N.
- BAN A9 Mousses et Lichens humides près du ruisseau dans le bois de Chêne-liège au-dessus du Laboratoire.
- BAN A10 Mousses dans les interstices des pierres même endroit que A9.
- BAN A11 Tapis de Mousses non submergées au fond du ruisseau.
- BAN A12 *Parmelia* et Mousses sur le côté du ruisseau exposé Ouest.
- BAN A13 Brossage de Lichens sur Chêne-liège à côté du ruisseau.
- BAN A14 Brossage Lichen foliacé sur rocher incliné à 80° au N.
- BAN A16 Hépatiques sèches sur même rocher dans une anfractuosité.
- BAN A17 Lichens pris à la base d'un Chêne incliné 35°, au Nord.
- BAN A18 Brossage de Lichens crustacés sur rocher exposé au Nord.
- BAN A19 *Xanthoria* sur rocher exposé O-NO.
- BAN A20 Morceau de petite *Parmelia*, même rocher, même orientation.
- BAN A21 Morceau de grosse *Parmelia* sur le haut du même rocher.
- BAN A22 Mousses, Lichens, terre dans le bois près du ruisseau.

BAN A23 Litière près de A 22.

BAN A24 Prélèvements après la plage de la Ginastère dans la zone des embruns.

23/3/1959

- A1 Battage de *Phillyrea*, forêt de La Roubire.
- A2 Mousses sur pierre plate humide, sous la prairie.
- A3 Lichen sur même pierre, mais inclinée à 45° N.
- A4 *Parmelia conspersa* sur pierre voisine inclinée 45° ENE.
- A5 Lichen crustacé gratté sur une pierre sub-horizontale.
- A6 Ecorce avec Lichen sur *Phillyrea*, à 1,50 m du sol exposé Ouest.
- A7 Ecorce et Lichens sur tronc moussu de Chêne exposé SE.
- A8 *Xanthoria* sur rocher exposé NO, près du col.
- A9 Lichens crustacés sur rocher incliné à 80° NO près du col.
- A10 Mousses à côté de ces Lichens.
- A11 Petit Lichen crustacé mou sur le même rocher.
- A12 Hépatiques sur rocher à l'abri, face NO.
- A13 Petit Lichen sur rocher horizontal un peu plus bas.
- A14 Mousses sur base de tronc de *Phillyrea* exposé NO.
- A15 *Peltigera* au sol, entre deux rochers, exposé NO.
- A16 Brossage de lichens sur rocher lisse incliné à 70° NO.

27/5/1959

- BR4 Brossage sur rocher sur la route au-dessus du Mas Reig.

28/6/1959

- BR5 Lichens sur schiste vertical sur la route de Paulille.

5, 6, 7/6/1959

- BR6 Récoltes directes à la Baillaury et à Collioure.

12/6/1959

- BR7 Petits Lichens auprès du ruisseau, route de la Baillaury.

11/5/1960

- 1 Battage de Chêne pubescent, à l'ancienne mare Reig.
- 2 Battage de Frêne.
- 3 Battage d'Olivier.
- 4 Battage d'Orme.

9/7/1960

- 1 Battage de Chêne-liège, à la chapelle de La Salette.
- 2 Battage de Pin.

27/7/1960

- 1 Prélèvement de trottoir à *Tenarea tortuosa*.

15/7/1960

- 1 Battage de Châtaigniers à la Fontaine des Chasseurs.
- 2 Sous les pierres au col des Gascons.

10/7/1960

Lichen sur rocher (phyllade), au cap de Creus.

27/8/1960

- 1 Mousse sur rocher incliné en sous-bois près de la sortie de la grotte de Pouade.
- 2 Mousses sur le même rocher incliné, avec de la terre.
- 3 Mousses sur calcaire à l'entrée de la grotte.

3/10/1960

- 1 Battage de Micocouliers au-dessus de la route de la Bail-laury.
- 2 Battage de Romarin au mas Reig.
- 3 Battage d'*Ulex*.
- 4 Battage de *Cistus albidus*.
- 5 Battage de *Juniperus*.
- 6 Battage de Lentisque au Mas Cornette.
- 7 Battage de Chêne-vert au Mas Cornette.

RÉGIONS DE HAUTE MONTAGNE

FONT-ROMEU

20/4/1958

- A1 Lichens sur rocher de granite sous des Pins à crochets.
- A2 Mousses humides sur rocher.
- A3 Lichens et petits coussinets de Mousses au même endroit.
- A4 Lichens secs sur petit rocher horizontal.
- A5 Mince Lichens sur gneiss œillé.
- A6 Mousses humides dans une anfractuosité de rocher.
- A7 Lichens et Mousses sur gros rocher.
- A8 Lichens minces, sur rocher.
- Lichens crustacés sélectionnés au milieu de Lichens foliacés.
- A10 Brossage sur l'ensemble du rocher où ont été sélectionnés les petits Lichens précédents.
- A11 Lichens divers sur Pin.
- A12 Maigres Lichens sur Pin.
- A13 Mousses humides au pied de ce Pin.

21/9/1958

- B1 Maigres Lichens et Mousses rares sur granite incliné à 45° NE.
- B2 ~~Même~~ rocher, Mousses très sèches.
- B3 ~~Lichen~~ sur rocher en surplomb incliné à 20° N.
- B4 Lichens crustacés et foliacés sur rocher incliné 80° O.
- B5 *Parmelia* très sèche sur grand rocher incliné 75° NO.
- B6 Lichens crustacés, *Parmelia* et Mousses au-dessus de B5.
- B7 Lichen crustacé mou et Lichen foliacé à côté de B6, même orientation.
- B8 Petit échantillon de Lichens crustacés à côté de B5.
- B9 Lichens et écorce sur base d'arbre scié.
- B10 Rocher et Lichens crustacés pris sur rocher incliné 45° ENE.
- B11 Lichens crustacés et variés, Mousses au même endroit.
- B12 Lichens crustacés et quelques Mousses au même endroit.
- B13 Lichens divers brossés sur arbre.
- B14 Lichen et bois pourri sur base de tronc d'arbre pourri.
- B15 Mousses, Lichens et bois sur base de tronc d'arbre pourrie.

BOUILLOUSES

15/5/1956

- 1 Mousses et terre près des sources de la Têt.
- 2 Humus et litière d'aiguilles de Pin, sous un Pin, même endroit.
- 3 Zone à herbes spongieuses, surface et terre très humide.
- 4a Récolte directe sous les pierres près de la rivière.
- 4b Brossage d'un gros rocher couvert de Lichens noirs.

18/8/1959

- A1 Récolte sur rocher à l'Ouest de la Grande Bouillouse.
- A2 Récolte de nuit sur rocher dans un petit bois de Pins.
- A3 Dans des *Pertusaria* dans une anfractuosité de rocher granite N.

19/8/1959

- A4 Récolte sous des pierres près d'un névé près de la Portaille de la Grave.
- A5 Sous les pierres d'un rocher, dominant la Portaille de la Grave, incliné 80° N.
- A6 Sur schistes ferrugineux horizontaux exposés au S, à 2420 m d'altitude.
- A7 Mousses sèches dans une anfractuosité de rocher exposée ENE, sur la plateforme de la Portaille de la Grave.
- A8 Mousses épaisses et humides au même endroit que A7.
- A9 Grattage de Lichens crustacés noirs très secs, même endroit.
- A10 *Cladonia* et Mousses pris dans les fentes du rocher, même endroit.
- A12 Lichens variés et Mousses sur paroi du rocher précédent. ENE.
- A11 Sous des pierres, sous le névé de la Portaille de la Grave.
- A13 Mousses immergées dans le ruisseau du lac situé sous la Portaille.

20/8/1959

- A14 Battage de *Pinus uncinata* au lac de la Pradeille.
- A15 Lichens sur Pin à crochet.
- A16 Lichen sur Pin à crochet.
- A17 Lichen sur Pin à crochet.
- A18 Récolte au pinceau sous l'écorce d'un arbre coupé.
- A19 Brossage Lichens sur paroi verticale de rocher granite. O-SO.

ORÉDON

4/8/1955

- 2 Vallée de l'Estibère, région des Lacs supérieurs. 2 315 m alt. Lichens sur rocher.
- 4 Lac d'Anglade, 2 170 m altitude. Lichens sur rocher exposé N.

26/5/1958

- A1 Mousses sur dalle horizontale près du lit de la rivière, sous un Pin sylvestre, au Plat du Gendarme.
- A2 Lichens, au même endroit.
- A3 Lichens, au même endroit.

- A4 Mousses sèches à l'extérieur, humides à l'intérieur, même endroit.
- A5 Lichen à la base d'un Pin sylvestre côté Nord.
- A6 Lichens sur même tronc mais à 1,50 m de haut, côté Nord.
- A7 Lichen crustacé sur paroi calcaire verticale exposée au Sud.
- A8 Lichen sur même rocher.
- A9 Lichen sur même rocher.
- A10 Lichen foliacé, au même endroit.
- A11 Lichen dans les anfractuosités.
- A12 Mousses dans les anfractuosités.

20/5/1958

- B1 Lichens crustacés sur petit rocher de granite dans la pelouse.
- B2 Lichens maigres sur grand rocher à côté, même orientation.
- B3 Lichens crustacés et Lichens foliacés sur gros rocher.
- B4 Petits Lichens crustacés sur même rocher face Nord.
- B5 Lichens crustacés sur rocher très humide.
- B6 Brossage sur grande surface de rocher lisse vertical.
- B7 Mousses très humides sur le rocher du prélèvement B3 (neige).
- B8 Prélèvement sur le même rocher que B5.
- B8a Lichens sur rocher.
- B8b Lichen petite taille sur rocher.
- B8c Mousses à partie morte importante, sur rocher.
- B8d Lichen, terre et Mousses sur rocher.
- B8e Lichen noduleux, gris et mou, sur rocher.

29/5/58

- C1 Lichens crustacés et un *Parmelia* sur rocher vertical face sud près du torrent, sur la Soulane (flanc sud du Lac d'Orédon).
- C2 Lichens crustacés sur grand rocher bordant le chemin; incliné 30° Sud.
- C3 Lichens sur rocher, même endroit, même inclinaison.
- C4 Lichens sur rocher, près du Laboratoire, à l'abri des arbres.
- C5 Lichens sur rocher à côté de C4.
- C6 Lichen sur même rocher, mais incliné 45° Ouest.
- C7 Lichens sur même rocher sub-horizontale (crustacés et foliacés).
- C8 Lichens crustacés dans les éboulis inclinés 45° Nord.
- C9 Brossages de Lichens et de Mousses sèches sur cette même face.
- C10 Brossage sur Pin sylvestre à 1,50 m du sol, face nord.
- C11 Lichens sur écorce à la base d'un petit Pin sylvestre.

30/5/1958

- D1 Maigres Lichens sur dalles inclinées à 20° Est, sur le flanc nord du lac.
- D2 Lichen noir sur même dalle inclinée à 30° Est.
- D3 Lichens crustacés recouvrant rocher vertical exposé N-O.
- D4 Lichens sur même rocher mais orienté N-E.
- D5 Lichen sur rocher incliné à 65° S-E à l'ombre d'un Pin, en face D3.

- D6 Mousses dans la fissure de ce rocher incliné à 45°.
- D7 Mousses humides dans suintement sur dalle de granite inclinée à 30° N.
- D8 Mousse avec épais support de terre dans une anfractuosité sur même rocher.
- D9 Brossage de Lichens crustacés sur rocher incliné à 45° Est, au croisement de la route de Cap de Long.
- D10 Lichens sur face extérieure de ce rocher, incliné 45° N. Quelques kilomètres après le village de Soldeu, près d'un petit torrent.

ANDORRE

21/6/1955

- 1 Mousses très sèches et Lichens dans une fente verticale de rocher.
- 2 Terre humide avec quelques Graminées sous un Pin isolé.
- 3 Terre avec racines sur la berge du torrent à un point non éclaboussé par les eaux.

26/7/1959

- A1 Sous une pierre horizontale près du névé, au Col d'Envallira.
- A2 Sous les pierres, au col.
- A3 Lichens crustacés sur des rochers inclinés à 30° N-E au-dessous du col.
- A4 Prélèvement d'ardoise inclinée à 45° N.
- A5 Coussinet de Mousses humides sur le replat de cette ardoise.
- A6 Coussinet épais de Mousses, très sèches en surface, humide en profondeur.
- A7 Récolte directe sur gros rocher (phyllade), presque nu.
- A9 Brossage et grattage sur même rocher que A8 exposé SE, également récolte directe.
- A8 Brossage de Lichens et de Mousses sèches, au-dessous du col du côté de l'Andorre.
- A10 Récolte directe sous les pierres près d'un ruisseau à Ordino.

CANIGOU

28/7/1954

- CA'1 Terre sous une pierre près du refuge, au milieu des Rhododendrons.
- CA'2 Terre sous une pierre sous l'éboulis du Pic.

ESPAGNE

15/8/1957

- 1 Mousses sèches sur rocher près de la Seo d'Urgell.
- 2 Lichens sur rocher au col de Tosas.
- 3 Lichens et Mousses au col de Tosas.

PRÉLÈVEMENTS DIVERS

PYRÉNÉES-ORIENTALES

Albères

27/1/1956

- Ta Terre, Mousses, Graminées sur le Chemin de Valbonne au soleil.
Tb Sol poudreux dans les Chênes verts à mi-chemin de la Massane.

5/3/1957

- ADa Lichens sur rocher à la baraque de pierre sur le chemin de la Massane.
ADb Lichens sur rocher proche de ADa.

31/5/57

- BCc Brossage de rocher sec, entre Valbonne et le Rimbault.
BCd Lichens et Algues imbibés d'eau sur même rocher suintant.

Vallespir

18/8/1954

- CO1 Litière dans la clairière au bas de la forêt, à 1 000 m d'altitude près de Corsavy.
CO2 Mousses au même endroit.
CO3 Mousses dans le haut de la forêt.
CO4 Litière sur le chemin de la fontaine.

5/9/54

- CO6 Terre à racelles sous un tapis de Mousses dans un buisson.
CO7 Tapis supérieur au même endroit.
CO8 Litière un peu plus loin, dans la Hêtraie.
CO9 Mousses au même endroit.

11/9/54

- AL1 Mousse peu épaisse au pied d'un Châtaignier, près d'Arles sur Tech.
AL2 Mousse dans un tronc d'arbre, beaucoup d'humus.
AL3 Litière de Châtaigniers.
CO10 Morceau d'arbre avec Mousses, dans la forêt de Corsavy.

14/11/1954

- COMO Mousses et Graminées au pied de Buis et de Genévriers.

12/3/1956

- COLEa Sous une pierre près du ruisseau.
COLEb Prélèvement sous des pierres, au Pla.
COLEc Sous des pierres, dans des éboulis près de la baraque.

13/3/1956

- COLE1 Macrophytes et terre, au pied de la baraque côté nord.
COLE2 Terre et Graminées sous une pierre enfoncée, même endroit.

- COLE3 Mousses contre les pierres près de la baraque.
 COFO1 Brossage rocher nu, route de Montferrer.
 COFO2 Mousses sèches avec terre humide, sur le même rocher.
 COFO3 Lichens sur rocher, dans les gorges de la Fou.
 COFO4 Lichens avec Algues très humides sur rocher, près de la grotte.
 COFO5 Brossage rocher nu, sous un dôme de pierre sur la rive droite.
 COFO6 Rochers nus dans la partie étroite des gorges.

31/11/1957

- ST F1 Brossage sur une petite pierre calcaire, non enfoncée, près de Cèret.
 ST F2 Brossage sur grosse pierre calcaire, non enfoncée.
 ST F3 Brossage sur grosse pierre, non enfoncée.
 ST F4 Brossage sur pierre granitique sous le chemin.
 ST F5 Petit Lichen sur rocher calcaire, nu.
 ST F6 Lichens sur rocher calcaire.
 ST F7 Mousses et Lichens sur rocher calcaire à l'ombre, humides.
 ST F8 Lichens sur rocher calcaire.
 ST F9 Lichens sur une branche d'Olivier.

24/1/1958

- CALM1 Brossage de Lichens au-dessus de l'entrée de la grotte de Calmeilles.
 CALM2 Lichens décomposés, même endroit.

14/6/1959

- SLA1 Lichens crustacés et Mousses sur rocher granitique exposé N-N.O. dans la châtaigneraie avant la Forge del Migt, près de St-Laurent de Cerdans.
 SLA2 Tapis de Mousses sur le même rocher.
 SLA3 Sable sous le rocher.
 SLA4 Radicelles et terre sous une souche de Châtaignier, même endroit.
 SLA5 Terreau auprès d'un Châtaignier.
 SLA6 Litière sèche dessus, humide dessous, même endroit.
 SLA7 Battage de Châtaigniers.
 SLA8 Brossage rocher nu au soleil exposé O, route de Coustouges.
 SLA9 Lichens secs au même endroit.
 SLA10 Brossages sur rochers différents, même endroit.

Corbières

16/10/1955

- VIN 1 Sous des pierres aux abords et dans le bois de Pins sur la route de Vingrau.
 VIN 2 Prélèvement d'aiguilles de Pins et de débris végétaux.

21/6/1959

- A1 Lichens sur rocher calcaire incliné 30° E-SE, après le bois de Pins sur la route de Vingrau.
 A2 Rocher exposé O-NO, à l'ombre d'un Chêne et d'un Genévrier.
 A3 Battage de Genévrier.

- A4 Rocher calcaire à Crinoïdes N-NO, incliné à 45°, à la sortie de Villeneuve-les-Corbières.
- A5 Mousses sur rocher incliné à 80° N-NE, même endroit.
- A6 Brossage sur la falaise calcaire bordant la route.
- A7 Mousses humides sur dalle exposée N-O.
- A8 Morceau de gypse avec Lichen sec, sur la route de Durban.
- A9 Terre assez humide dans le fossé, sous le Trias.
- A10 Récolte directe sous les pierres reposant sur le gypse.

27/4/1958

- CORB A1 Petits Lichens crustacés sur massif granitique sur la route d'Ansignan.
- CORB A2 Lichens verts crustacés, même endroit.
- CORB A3 Lichens foliacés en rosette.
- CORB A4 Mousses fines et terre dans une anfractuosit.
- CORB A5 Mousses et Lichens au bord de l'anfractuosit.
- CORB A6 Mousses et terre, même endroit.
- CORB A7 Brossage rocher nu, surface granitique en décomposition.
- CORB A8 Lichens sur un amas de rochers, entre Belesta et Ille-sur-Têt.
- CORB A9 Lichen sur rocher.
- CORB A10 Lichens crustacés et foliacés sur rocher.

12/4/1959

- 1 Brossage de maigres Lichens sur rocher calcaire, au-dessus de la Fontaine de Font Estramar.
- 2 Débris de Romarin, litière et terre, sur ce rocher.

Récoltes diverses dans les Pyrénées-Orientales

20/1/1960

Récolte directe sous les écorces des Platanes centenaires du square de Perpignan.

10/3/1960

Battage de Chêne pubescent, à Cérêt.

27/3/1960

Ecorces prélevées sur Platane à Elne.

4/5/1960

Battage de Chêne pubescent au Racou.

8/5/1960

Battage de Chêne-liège au Mas Sabole (près de Thuir).
 Battage de Pins de Salzmann à Vernet-les-Bains.
 Battage d'Aulnes près de la rivière à Py, récolte directe sur rocher de gneiss, au même endroit.
 Battage Chêne pubescent entre Escarro et Joncet.

15/5/1960

Brossage sur rocher calcaire nu à la Chapelle des Auzils (Aude).

10/7/1960

Battage d'Acacia près de Tareyrach.

SAINTÉ-BAUME (VAR)

11/4/1958

- 1 Lichens sur dalle calcaire au col du St-Pilon.
- 2 Mousses sèches au même endroit.
- 3 Lichens nombreux sur rocher vertical exposé au Nord, au col, côté sud.
- 4 Lichens sur rocher, contre la grande falaise sous le col.
- 5 Lichens sur rocher au même endroit.
- 6 Lichens au même endroit.
- 7 Mousses sèches et Lichens au même endroit.
- 8 Mousses au même endroit sur un autre rocher.
- 9 Mousses, Hépatiques, Lichens sur un Hêtre.
- 10 Mousses, Hépatiques, Lichens plus épais sur un Hêtre un peu plus bas.
- 11 Lichens sur Hêtre à quelques centaines de mètres de la Fontaine.

FONTAINEBLEAU (SEINE-ET-MARNE)

25/4/1959

- A1 Mousses sur Hêtre vertical à 1,50 m du sol; orienté Ouest. (prélèv. DAJOZ).
- A2 Végétation sur rocher de 1 m de hauteur environ.
- A3 Lichens sur rocher vertical orienté au Nord. Vallée de la Salle.
- A4 Mousses (*Polytrichum* sp.) au sol dans la hêtraie du gros Fonteau.
- A5 Feuilles de Hêtre, au même endroit.
- A6 Mousse sur Hêtre abattu, même endroit.

CÔTE D'AZUR

15/2/1958

- 1 Mousses sur rocher calcaire dans une carrière abandonnée près de Brignoles.
- 2 Lichens sur rocher au même endroit.

17/2/1958

- A1 Lichens sur calcaire très humide à St-Agnès (700 m) au-dessus de Menton.
- A2 Mousses sur rocher au même endroit.
- A3 Lichens noirs au même endroit.
- A4 Lichens et Mousses humides.

20/2/58

- 1 Lichens sur rocher calcaire au départ de la passerelle du Laboratoire qui mène à la Corniche à Villefranche-sur-Mer.
- 2 Algues vertes sur bois décomposé de tronc de Palmier très humide.
- 3 Petits Lichens sur le chemin du bois dominant Villefranche.
- 4 Lichens et Mousses au même endroit.
- 5 Lichens poudreux sur grand rocher vertical en haut de la Falaise.

10/10/1958

- A1 Mousses sèches, Lichens crustacés et une *Parmelia*, dans la pinède sur des rochers rouges émergeant, à Saint-Raphaël (Var).
- A2 Lichens crustacés, Mousses sur même rocher, mais incliné 15° S-O.
- A3 Mousses et terre humide sur le même rocher, incliné 80° N.
- A4 Lichen crustacé, même endroit.
- A5 *Parmelia* même groupe de rocher.
- A6 Lichens au sol au milieu des Cystes.
- A7 Brossage de Lichens crustacés, touffes de Mousses et *Parmelia* sur rocher incliné à 30° E.
- A8 Lichens crustacés avec morceaux de rocher; exposé E-NE.
- A9 *Parmelia* sur la base d'un Pin.
- A10 Même Lichen, 50 cm au-dessus, direction N.

11/10/1958

- B1 Lichen sur la surface d'un rocher mouillé exposé au Nord, à St-Agnès (Alpes-Maritimes).
- B2 Mousses au même endroit.
- B3 Lichens au même endroit.
- B4 Mousses au même endroit.
- B5 Brossage de Mousses, Lichens, Algues dans la région basse du rocher.
- B6 Lichens crustacés sur rocher sec exposé W.
- B7 Lichens sur dalle horizontale avec terre, au même endroit.
- B8 Lichens secs, au même endroit.
- B9 Lichens humides sur une plateforme au même endroit.

ILES

Mallorca

25/6/1957

- SOL 1 Brossage de Lichens sur rocher sur un terrain planté d'Oliviers près du Monastère de Lluch.
- SOL 2 Brossage sur Olivier moussu, au même endroit.
- SOL 3 Lichens sur le même arbre.
- SOL 4 Récolte directe sous abri rocheux, au même endroit.

26/6/1957

- 1 Brossage de Pin et écorce, dans un petit bois de Pins, route de Manacor, près de Casa Blanca.
- 2 Récolte directe sous des pierres, au même endroit.

27/6/1957

- P1 Brossage écorce de Pin à la sortie de la grotte du Drach, à Porto-Cristo.
- P2 Brossage sur rocher bordant la route.
- P3 Récolte au pied d'un Pin à la sortie de la grotte.
- P5 Ecorces de Platane, gare de Manacor.

Columbretes

21/6/1958

- A Prélèvement de terre au sol sous abri humide, près du chemin du phare direction N-NW.

- B Terre prélevée au pied d'une touffe de *Suaeda fruticosa*
dans l'ilot de Mancolibre.

24/6/1958

- C Terre sèche et poudreuse, près de la statue de la Vierge.
D Terre humide sous abri rocheux, sous la statue.
1 Lichens sur rocher. Eboulis rocheux, côté nord de l'île
principale, sous le phare.
2 Autres échantillons sur les mêmes rochers.
3 Lichens sur rocher, un peu plus bas.
4 Brossage général sur les rochers précédents.
5 Lichens foliacés sur rocher au bord de la falaise à pic.
6 Lichens sur rocher à l'abri.
7 Brossage de maigres Lichens près du grand abri rocheux.
8 Lichens sur ponces volcaniques du Mascarat.
9 Sur Mancolibre. Bois avec Lichens.
10 Lichens crustacés sur dalle inclinée 45° N sous la Vierge
à côté de la crique.
12 Lichens sur plan incliné légèrement au Nord (au soleil).
13 Lichens et terre ramassés à la Ferrera.

20/6/1958

- a Chasse de nuit sur l'Ile.

21/6/1958

- b Sous une pierre ponce à Mancolibre.

24/6/1958

- c Sous une pierre, près de la Vierge.

Ile de Giglio

26/3/1959

Prélèvement effectué à 300 m d'altitude sur rocher grani-
tique en surplomb; face nord (L.-P. KNOEPFELER).

Corse

11/9/1960

Lichens sur schiste exposé N-O, Cap Saint-Florent
(L.-P. KNOEPFELER).

BIBLIOGRAPHIE (1)

- ABBAYES, H. des (1932). — Contribution à l'étude des qualités écologiques du substratum des Lichens, hygrométrie des écorces. *C.R. Soc. Biol.*, **109** : 1096-1099.
- *ABBAYES, H. des (1951). — Traité de Lichénologie. *Encyclopédie biologique*, P. Lechevalier, Paris : 1-217, 109 figs.
- AGRELL, I. (1941). — Zur Oekologie der Collembolen. *Opusc. Ent.*, suppl. **3** : 1-236.
- AGUILAR, J. d', BÉNARD, R. et BESSARD, A. (1957). — Une méthode de lavage pour l'extraction des Arthropodes terricoles. *Ann. des Épiphyties*, **1** : 91-99, 2 figs.
- ALLORGE, P. (1947). — Essai de bryogéographie de la péninsule ibérique. *P. Lechevalier, Paris* : 1-114.
- AUBERTOT, M. (1943). — Procédés de capture de la microfaune détritique. *Rev. Scien. Nat. Auvergne*, **9** : 5-10, 1 fig.
- BADONNEL, A. (1943). — Faune de France, **42**. Les Psocoptères, *Lechevalier, Paris* : 1-164, 375 figs.
- BANKS, N. (1906). — A rock boring Mite. *Entom. News, Philad.*, **17** : 193-194.
- BARTOS, E. (1937-1938). — Příspěvek k posnani viřniku našich mechu. Ein Beitrag zur Kenntniss der Rotatorienfauna der Moose. *Sbornik klubu přírodovědeckého, Brno*, **20** : 1-10.
- BARTOS, E. (1940). — Studien über die moosbewohnenden Rhizopoden der Karpaten. *Archiv. für Protistenkunde*, **94** (1) : 93-160, 9 figs.
- BARTOS, E. (1944). — *Bdelloidea českých mechu*. II. *Bdelloidea aerophytických mechů okoli lázni Msně u Budyne n. Ohři*. Bdelloiden der böhmischen Moose. II. Die Bdelloiden der aerophytischen Moose Nordwestböhmens. *Věstník česk. zool. spol. Praze*, **9** : 3-9.
- BARTOS, E. (1946). — Rozbor drobnohledné zvířeny českých mechů, (The analysis of the microcopic fauna of the Bohemian mosses). *Věstník česk. zool. spol. Praze*, **10** : 55-80, 12 tabl.
- BASSOULS, G. (1956). — Les différents climats des Pyrénées-Orientales. *Annales climatologiques des Pyrénées-Orientales*.
- BERLESE, A. (1882-1898). — Acari, Myriapoda, et Scorpiones hucusque in Italia reperta. 92 vols.
- BERLESE, A. (1905). — Apparecchio per raccogliere presto ed in gran numero piccoli artropodi. *Redia*, **2** : 85-89, 2 figs.
- BERNARD, F. (1946). — Notes sur les Fourmis de France. II. Peuplement des montagnes méridionales. *Ann. soc. Ent. France*, **115** : 1-36, 5 figs.
- BONNET, L. (1961). — Caractères généraux des populations thécamaebiennes endogées. *Pedobiologia*, **1** (1) : 6-24.

(1) Nous ne donnons que la liste des travaux cités dans le texte. Une bibliographie complète, correspondant à notre travail effectif et portant à la fois sur le microclimat, la microfaune du sol, les Oribates, etc..., serait excessivement longue. De nombreuses références portant sur ces différents sujets peuvent être consultées dans les ouvrages marqués d'un astérisque « * ».

- BORNEBUSCH, C. H. (1930). — The fauna of forest soil. *Ferslt. Ferseg. Dan.*, 11 : 1-125.
- BROADHEAD, E. (1958). — The Psocid fauna of larch trees in northern England — an ecological study of mixed species populations exploiting a common resource. *Journal of Animal Ecology*, 27 (2) : 217-263, 5 figs. 17 tab.
- BROADHEAD, E. & THORNTON, I. W. B. (1955). — An ecological study of three closely related psocid species. *Oikos*, 6 : 1-50.
- BUTSCHLI, O. (1873). — Beiträge zur Kenntniss der freilebenden Nematoden. *Nov. Act. Leop. Dresde*, 36 (5) : 1-124.
- CAILLEUX, A. (1952). — Les rochers. *Que sais-je*, 519, Presses universitaires de France, 128 p.
- CASSAGNAU, P. (1961). — Écologie du sol dans les Pyrénées centrales. Actualités scientif. et industrielles, 1283. Hermann, Paris : 1-235, 60 figs.
- CAVET, P. (1957). — Le paléozoïque de la zone axiale des Pyrénées-Orientales françaises. *Bull. serv. Carte Géol. de France*, n° 254, 55, 194 p.
- CHAUVIN, R. (1957). — Réflexions sur l'écologie entomologique. *Soc. Zool. Agric. Talence* : 1-79, 23 figs.
- CHAUVIN, R. & LEPOINTE, J. (1954). — Écologie des arbres, méthodes de capture de la faune du tronc et des branches. *Bull. Soc. Zool. France*, 79 : 444-448.
- CLAUZADE, G. et RONDON, Y. (1960). — Observations sur la végétation lichénique de la hêtraie de la Massane et de ses environs immédiats, au Sud d'Argelès-sur-Mer (Pyrénées-Orientales). *Vie et Milieu*, 9 (3) : 437-464.
- COIFFAIT, H. (1958). — Les Coléoptères du sol. Suppl. 7, *Vie et Milieu* : 1-204.
- COOREMAN, J. (1941). — Notes sur la faune des Hautes-Fagnes en Belgique. VI. *Oribatei* (Acariens). *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique*, 17 (72) : 1-12, 1 fig.; (73) : 1-12, 2 figs.
- CUÉNOT, L. (1927). — Les Tardigrades de la faune française. *C.R. As. Soc. Savantes* : 372-374.
- DALENIUS, P. (1960). — Studies on the *Oribatei* (Acari) of the Torneträsk Territory in Swedish Lapland. I. A list of the habitats, and the composition of their Oribatid fauna. *Oikos*, 11 (1) : 80-124, 9 figs., 17 tabl.
- DALENIUS, P. et WILSON, O. (1958). — On the soil fauna of the Antarctic and of the Sub Antarctic Islands. *The Oribatidae* (Acari). *Arkiv. f. Zool.*, sér. 2, 11 (23) : 393-425, 12 figs.
- DEFLANDRE, G. (1928). — Le genre *Arcella* Ehrenberg. Morphologie-Biologie, essai phylogénétique et systématique. *Arch. f. Protistenk.*, 64 : 152-287.
- DEFLANDRE, G. (1953). — Thécamaebiens. In *Traité de Zoologie* (P.-P. Grassé), 1 (2) : 97-148.
- *DELAMARE DEBOUTTEVILLE, C. (1951). — Microfaune du sol des pays tempérés et tropicaux. Suppl. 1, *Vie et Milieu*, 1-360.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, CL., PETIT, G. et TRAVÉ, J. (1957). — Introduction à l'étude de la Réserve Naturelle de la Massane. *Vie et Milieu*, 8 (3) : 224-234, 1 fig.
- DOBERS, E. (1915). — Über die Biologie der *Bdelloidea*. *Intern. revue der Gesam. Hydrobiol. u. Hydrog. Biol.*, suppl. 7 : 1-128, 8 tab., 22 figs.
- DOIGNON, P. (1955). — Le complexe muscinolichénique des rochers dans le massif de Fontainebleau. *Rev. Bryol. lichénol. France*, 24 (1-2) : 73-91.

- DONNER, J. (1951). — Erste Übersicht über die Rotatorien Fauna einiger Humusböden. *Osterreichische zoologische Zeitschrift*, 3 (1-2) : 175-240.
- DUGÈS, A. (1834). — Recherches sur l'ordre des Acariens, 3^e mémoire. *Ann. Sci. Nat. Zool.*, 2^e série, 2 : 46-50.
- DUGUY, R. (1939). — Domaine de stabilité de la symbiose lichénique. L'énantioxérie. *C.R. Acad. Sc.*, 208 : 379. L'énantiohygie, *ibid.* : 2017.
- ESPAÑOL, F. (1958). — Contribucion al conocimiento de los artrópodos y moluscos terrestres de las Islas Columbretes. *Misc. Zool. Mus. Zool. Barcelona*, 1 (1) : 3-37, 8 figs.
- FINES, J. (1902). — Résumé des observations faites à Perpignan pendant 50 ans (1851-1900). *Bull. météor. ann. Pyr.-Or.* : 53-120.
- FORSSLUND, K. H. (1938). — Bidrag till kännedomen om djurlivets i marken inverkan på markomvandlingen. I. Om nagra hornkvalsters (Oribatiders) Näring.-Bidrag till Kenntnis zur Einwirkung der bodenbewohnenden Tiere auf die Zersetzung des Bodens. Über die Nahrung einiger Hornmilben (Oribatei). *Meddelanden Fran statens skogsförsöksanstalt Häfte*, 31 (3) : 87-107, 2 pls., 27 figs.
- *FORSSLUND, K. H. (1943). — Studier över det lägre djurlivet i nordsvensk skogsmark. Studien über die Tierwelt des nordschwendischen Waldbodens. *Meddelanden Fran statens skogsförsöksanstalt Häfte*, 34 (1) : 1-283, 31 figs.
- FRANZ, H. (1943). — Die Landtierwelt der mitleren Hohen Tauern, ein Beitrag zur tiergeographischen und soziologischen Erforschung der Alpen. *Denkschr. Akad. Wiss. mathem. natur. Wien*, 107 : 3-552, ill.
- FRANZ, H. et BEIER, M. (1948). — Zur Kenntnis der Bodenfauna in pan-nonischen Klimagebiet Österreichs. II. Die Arthropoden. *Ann. natur. Mus. Wien*, 56 : 440-549.
- GADEA, H. (1952). — Contribucion al estudio de los nematodos libres terrestres y dulceacuicolas de la fauna española. *P. Inst. Biol. Apl., Ser. Zool.*, 1 : 1-213.
- GADEA, H. (1956). — Nematodos libres de los Pirineos centrales. *Actes 2^e Congrès Intern. d'études pyrénéennes*, 3 (2) : 124-146.
- *GAUSSEN, H. (1926). — Végétation de la moitié orientale des Pyrénées. Thèse Fac. des Sciences, Paris : 1-559.
- *GEIGER, R. (1950). — The climate near the ground. *Harvard University press, Cambridge, Massachussetts* : 1-482, 181 figs.
- GERLACH, E. (1929). — Untersuchungen über die Wärmeverhältnisse der Bäume. *Dissert., Univ. Leipzig* : 1-53.
- GERMAIN, L. (1930). — Mollusques terrestres et fluviatiles. *Faune de France*, 21 et 22.
- GISIN, H. (1943). — Oekologie und Lebengemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Excursions-gebiet Basels. *Rev. Suisse Zool.*, 50 (4) : 131-224.
- GRANDJEAN, F. (1936). — Les Oribates de Jean Frédéric HERMANN et de son père. *Ann. Soc. entom. de France*, 105 : 27-110, 14 figs.
- GRANDJEAN, F. (1939). — Observations sur les Oribates (12^e série). *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 2^e sér., 11 (3) : 300-307, 1 fig.
- GRANDJEAN, F. (1941). — Statistique sexuelle et parthénogenèse chez les Oribates (Acariens). *C.R. Acad. Sc.*, 212 : 463-467.
- GRANDJEAN, F. (1942). — Observations sur les Acariens (7^e sér.). *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 2^e sér., 14 (4) : 264-267, 1 fig.
- GRANDJEAN, F. (1945). — La signification évolutive de quelques caractères des Acariens (1^{re} sér.). *Bull. biol. France-Belgique*, 74 (4) : 297-325, 3 figs.

- GRANDJEAN, F. (1946). — Observations sur les Acariens (9^e sér.). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., **18** (4) : 337-344.
- GRANDJEAN, F. (1947). — Étude sur les *Smarisidae* et quelques autres Érythroïdes (Acariens). *Archiv. Zool. exp. gén.*, **85** (1) : 1-126. 11 figs.
- GRANDJEAN, F. (1947). — Au sujet des Érythroïdes. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 2^e sér., **19** (4) : 327-334, 2 figs.
- GRANDJEAN, F. (1948). — Au sujet des aires poreuses respiratoires portées par les pattes chez les Oribates (Acariens). *Bull. Biol. France et Belgique*, **82** (1) : 1-7, 1 fig.
- GRANDJEAN, F. (1948). — Sur les *Hydrozetes* (Acariens) de l'Europe occidentale. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 2^e sér., **20** (4) : 328-335, 3 figs.
- GRANDJEAN, F. (1949). — Au sujet des variations individuelles et des polygones de fréquence. *C.R. Acad. Sc.*, **229** : 801-804.
- GRANDJEAN, F. (1950). — Observations éthologiques sur *Camisia segnis* (Herm.) et *Platynothrus peltifer* (Koch) (Acariens). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., **22** (2) : 224-231, 1 fig.
- GRANDJEAN, F. (1950). — Observations sur les Oribates (21^e série). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., **22** (3) : 344-351, 1 fig.
- GRANDJEAN, F. (1951). — Sur deux espèces du genre « *Dometorina* » n.g. et les mœurs de « *D. plantivaga* » (Berl.) (Acariens, Oribates). *Bull. Soc. Zool. de France*, **75** (5-6) : 224-242, 4 figs.
- GRANDJEAN, F. (1951). — Comparaison du genre *Limnozetes* au genre *Hydrozetes* (Oribates). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., **23** (2) : 200-207, 1 fig.
- GRANDJEAN, F. (1951). — Étude sur les *Zetorchestidae* (Acariens, Oribates). *Mém. Mus. Zool.*, **4** (1) : 1-50, 8 figs.
- GRANDJEAN, F. (1951). — Sur le tégument des Oribates. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., **23** (5) : 497-504.
- GRANDJEAN, F. (1953). — Sur les genres « *Hemileius* » Berl. et « *Siculobata* » n.g. (Acariens, Oribates). *Mém. Mus. Zool.*, **6** (2) : 117-138, 6 figs.
- GRANDJEAN, F. (1953). — Essai de classification des Oribates (Acariens). *Bull. Soc. Zool. France*, **78** (5-6) : 421-446.
- GRANDJEAN, F. (1954). — Étude sur les Palaeacaroides (Acariens, Oribates). *Mém. Mus. Hist. nat., n. sér., sér. A, Zoologie*, **7** (3) : 179-272, 25 figs.
- GRANDJEAN, F. (1954). — Observations sur les Oribates (29^e sér.). *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., **26** (3) : 334-341, 2 figs.
- GRANDJEAN, F. (1956). — Sur deux espèces nouvelles d'Oribates (Acariens) apparentées à *Oripoda elongata* Banks 1904. *Arch. Zool. exp. gén.*, **93** (2) : 185-218, 9 figs.
- GRANDJEAN, F. (1956). — Observations sur les Oribates (34^e sér.). *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 2^e sér., **28** (2) : 205-212, 2 figs.
- GRANDJEAN, F. (1956). — Observations sur les *Galumnidae*. 1^{re} sér. (Acariens, Oribates). *Rev. Franç. Entomol.*, **23** (3) : 137-146, 2 figs.
- GRANDJEAN, F. (1956). — Observations sur les *Galumnidae* (2^e sér.) (Acariens, Oribates). *Rev. Franç. Entomol.*, **23** (4) : 265-275, 2 figs.
- GRANDJEAN, F. (1956). — Les stases du développement ontogénétique chez *Balaustium florale* (Acarien, Érythroïde), première partie. *Annal. Soc. Entomol. France*, **125** : 135-152, 5 figs.
- GRANDJEAN, F. (1957). — *Belorchestes gebennicus* n.sp., nouvel Oribate sauteur. *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, 2^e sér., **29** (2) : 148-155, 2 figs.
- GRANDJEAN, F. (1958). — *Sellnickia caudata* (Mich. 1908) (Acarien, Oribate). *Bull. Soc. Zool. France*, **83** (1) : 30-44, 4 figs.

- GRANDJEAN, F. (1959). — Sur le genre *Mochlozetes* Grandj. 1930 (Oribate). *Acarologia*, 1 (4) : 452-474, 5 figs.
- GRANDJEAN, F. (1959). — Observations sur les Oribates (40^e série). *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 2^e sér., 31 (4) : 359-366, 1 fig.
- GRANDJEAN, F. (1959). — Les stases du développement ontogénétique chez *Balaustium florale* (Acariens Érythroïde); deuxième partie. *Annal. Soc. Entomol. France*, 128 : 159-177, 5 figs.
- GRANDJEAN, F. (1960). — *Autogneta penicillum* n. sp. (Oribate). *Acarologia*, 2 (3) : 345-367, 10 figs.
- GRANDJEAN, F. (1960). — Les *Autognetidae* n. fam. (Oribates). *Acarologia*, 2 (4) : 575-609, 9 figs.
- GRANDJEAN, F. (1960). — Les *Mochlozetidae* (Oribates). *Acarologia*, 2 (1) : 101-148, 12 figs.
- GRANDJEAN, F. (1961). — Nouvelles observations sur les Oribates, 1^{re} sér., *Acarologia*, 3 (2) : 206-231.
- GRANDJEAN, F. (1961). — Les *Amerobelbidae* (Oribates) (1^{re} partie). *Acarologia*, 3 (3) : 303-343, 13 figs.
- HAARLØV, N. (1947). — A new modification of the Tullgren apparatus. *Journ. An. Ecol.*, 16 (2) : 115-121.
- HAARLØV, N. (1960). — Microarthropods from Danish Soils. Ecology, Phenology. *Oikos*, suppl. 3 : 1-176.
- HAARLØV, N. & PETERSEN, B.B. (1952). — Temperatur malinger i bark og ved af Sitkagran (*Picea sitchensis*). *Der forst. Fors. Danm.*, 21 : 43-91, 18 figs, 9 tab.
- *HAMMEN, L. Van der (1952). — The *Oribatei* (Acari) of the Netherlands. *Zool. Verhand.*, Leiden, 17 : 1-139.
- HAMMEN, L. Van der (1959). — Berlese's primitive Oribatid mites. *Zool. Verhand.*, 40 : 1-93.
- HAMMER, M. (1937). — A quantitative and qualitative investigation of the microfauna communities of the soil at Magssalik and in Mikis Fjord. *Meddel. Grønland*, 108 (2) : 1-53, 17 figs.
- HAMMER, M. (1944). — Studies on the Oribatids and Collembolids of Greenland. *Meddel. Grønland*, 141 (3) : 1-210, 38 figs, 67 tabs.
- HEINIS, F. (1910). — Systematik und Biologie der moosbewohnenden Rhizopoden, Rotatorien und Tardigraden der Umgebung von Basel mit Berücksichtigung der übrigen Schweiz. *Arch. für Hydrobiol. Planktonkunde*, 5 : 89-166, 217-256.
- IABLOKOFF, A. K. (1947). — Contribution à l'étude du rôle du facteur hygrométrique dans l'écologie et la biologie des Insectes Xylophages. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 52 (6) : 88-95.
- JACOT, A.P. (1934). — Two species of Lichen-mining Mossmites. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 27 (3) : 462-467, 8 figs.
- JAUZEIN, A. (1953). — Feuilles d'Argelès-sur-Mer et de Cerbère au 50 000^e. *Bull. Serv. Carte. Géol. de France*, 50 (237) : 219-236, 6 figs.
- JUMELLE, M. H. (1892). — Recherches physiologiques sur les Lichens. *Revue gén. Bot.*, 4.
- KARPPINEN, E. (1955). — Ecological and transect survey studies on finnish Camisiids (Acar., *Oribatei*). *Ann. Zool. Soc. Vanamo*, 17 (2) : 1-80.
- KELLNER-PILLAULT, S. (1958). — Le microclimat des terreaux d'arbres creux et son influence sur le peuplement entomologique. *Bull. Soc. Entomol. France*, 63 (9-10) : 207-213.
- KLIMA, J. (1959). — Die Zönosen der Oribatiden in der Umgebung von Innsbruck. *De Natura Tirolensi*, Innsbruck : 197-208.
- KOCH, C.L. (1836-1841). — Deutschlands Crustaceen, Myriapoden und Arachniden, 39 volumes.

- *KUHNELT, W. (1957). — Biología del suelo. *Madrid*, 1-267.
- KUNST, M. (1957). — Bulgarische Oribatiden (*Acarina*). I. *Un. Carol. Biol.*, 3 (2) : 133-165, 13 figs.
- KUNST, M. (1958). — Bulgarische Oribatiden (*Acarina*). II. *Acta Univer. Carol. Biol.*, 5 (1) : 13-31, 6 figs.
- KUNST, M. (1959). — Bulgarische Oribatiden (*Acarina*). III. *Acta Univer. Carol. Biol.*, 1 : 51-74, 9 figs.
- KUNST, M. (1959). — Die Oribatiden des Naturschutzgebietes « Velky a Maly Tisy ». *Ochr. prirody*, 14 (2) : 33-42, figs.
- LADELL, W.R.S. — A new apparatus for separating insects and other from the soil. *Ann. Appl. Biol.*, 23 : 862-879.
- *LANGE, O.L. (1953). — Hitze-und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zur Verbreitung. *Flora*, 140 : 1-97, 21 figs.
- LEPOINTE, J. (1956). — Méthodes de capture dans l'écologie des arbres. *Vie et Milieu*, 7 (2) : 233-241.
- LEPOINTE, J. (1957). — Résultats de prospections entomologiques sur les troncs d'arbres pendant l'automne. *Bull. Soc. Entomol. France*, 62 (7-8) : 163-168.
- MACFADYEN, A. (1953). — Notes on methods for the extraction of small soil Arthropodes. *J. An. Ecol.*, 22 : 65-77.
- MADGE, D.S. (1961). — The behaviour of free-living mites as affected by humidity (*Acarina, Oribatoidea*). *Animal behaviour*, 9 (1-2) : 108.
- MÄRKEL, K. (1958). — Über die Hornmilben (*Oribatei*) in der Rohhumusauflage älterer Fichtenbestände des Osterzgebirges. (Eine Boden-zoologische Studie auf standortkundlicher Grundlage). *Arch. Forst.*, 7 (6-7) : 459-501, 8 figs, 6 tabl.
- MAY, R.M. (1948). — La vie des Tardigrades. *Éd. NRF. Gallimard, Paris*, 1-131.
- MENZEL, R. (1914). — Über die mikroskopische Landfauna der schweizerischen Hochalpen. *Arch. f. Naturg.*, 3 (3) : 1-97.
- MICHAEL, A.D. (1901-1903). — British Tyroglyphidae. *Ray Society*.
- MICHAEL, A.D. (1883-1887). — British Oribatidae. *Ray Society*.
- MICOLETZKY, H. (1922). — Die freilebende Erdnematoden. *Arch. f. Naturg.*, 87 (8-9) : 1-650.
- MIHELČIČ, F. (1951). — Beitrag zur Systematik der Tardigraden. *Archiv. Zool. Ital.*, 36 : 57-101, 17 figs.
- MIHELČIČ, F. (1959). — Zur Kenntnis der Milben (*Acarina*) aus Südkärnten und Osttirol. *Zool. Anz.*, 162 (11-12) : 362-371, 4 figs.
- MOSZYNSKI, A. (1939). — Répartition quantitative des Enchytraeides dans les différents milieux. *Ann. Mus. Zool. Polonici*, 9 : 65-127.
- NICOLAU-GUILLAUMET, P. (1959). — Recherches faunistiques et écologiques sur la rivière « La Massane ». *Vie et Milieu*, 10 (3) : 218-266, 12 figs.
- NIELSEN, C.O. & CHRISTENSEN, B. (1959). — The *Enchytraeidae*. Critical revision and taxonomy of european species. *Natura Judlandica*, 8-9 : 1-160, 177 figs.
- OVERGAARD, NIELSEN C., 1948. — Studies on the Soil Microfauna. I. Moss inhabiting Nematods and Rotifers. *Publ. Soc. Sc. Lettr. d'Aarhus*, Sér. Sc. Nat., 1 : 1-98.
- PAULY, F. (1952). — Die « Copula » der Oribatiden (Moosmilben). *Naturwiss.*, 24 : 572-573, 2 figs.
- PAWLOWSKI, L.L. (1938). — Materiale zur Kenntniss der moosbewohnenden Rotatorien Polens. *Ann. Musei Polonici*, Warschau, 13 : 115-159.
- PÉNARD, E. (1902). — La faune rhizopodique du bassin du Léman. Genève Kündig, 1-714.

- *PÉGUY, Ch. P. (1961). — Précis de climatologie. Masson, Paris : 1-347, 97 figs.
- PIERRE, F. (1958). — Écologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahara Nord-occidental. *C.N.R.S.*, 1-332.
- PSCHORN-WALCHER, H. (1953). — Zur Biologie und Systematik terricoler Milben. II. Xerophil hemiedaphische Oribatiden. *Bonn. zool. Beitr.*, 4 (3-4) : 327-332, figs.
- PSCHORN-WALCHER, H. & GUNHOLD, P. (1957). — Zur Kenntnis der Tiergemeinschaft in Moos- und Flechtenrasen an Park- und Waldbäumen. *Z. Morph. u. Okol. Tiere*, 46 : 342-354.
- PUISSÉGUR, C. (1951). — Les Rhynchotes Hétéroptères hivernants des écorces de platane (région de Montpellier). *Vie et Milieu*, 2 (4) : 473-480.
- QUEZEL, P., RIOUX, J.A. & VERDIER, P.H., 1949. — Les Psocoptères dans la biocénose hivernale des écorces de platane (région de Montpellier). *La Feuille des Naturalistes*, n.s., 4 : 87-88.
- RAHM, P.G. (1923). — Biologische und physiologische Beiträge zur Kenntnis des Moosfauna. *Zeit. f. allgem. Physiol.*, 20 : 1-34.
- RAMAZZOTTI, G. (1958). — Note sulle biocenosi dei Muschi. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 10 : 153-206.
- RAW, F. (1955). — A flotation extraction process for soil micro-arthropods. *Soil Zool. Proc.*, sér. agric. Sc., 341-346.
- RIHA, G. (1951). — Zur Ökologie der Oribatiden in Kalksteinböden. *Zool. Jahrb. Syst. Okol. Geograph.*, 80 (3-4) : 407-450, figs.
- RODRIGUEZ-RODA, J. (1952). — Tardigrados de la fauna española. *Trabajos del Museo de Cienc. Natur. Barcelona*, nueva serie, zoológica, 1 (4) : 1-86 p., 37 figs.
- SACCHI, C.F. (1958). — Les mollusques terrestres dans le cadre des relations biogéographiques entre l'Afrique du Nord et l'Italie. *Vie et Milieu*, 9 (1) : 11-52.
- SATCHELL, J.E. & NELSON, J.M. (1958) (196 ?). — A note on the Tullgren funnel and flotation methods on extracting *Acari* from soil. *Coll. Zoologie du sol, Harpenden*, (Preprints.)
- SCHMID, G. (1929). — Pflanzen und Schnecken. *Arch. für Mollusk.*, 61 : 146-176.
- *SCHOELLER, R. (1955). — Hydrogéologie. Institut français du pétrole. École Nationale supérieure du pétrole et des moteurs. Paris, Technip., 1 : 1-443, 119 figs.
- SCHUSTER, R. (1955). — Der Anteil der Oribatiden an den Zersetzungsvorgängen im Boden. *Z. Morph. Okol. Tiere*, 45 : 1-33.
- SCHUSTER, R. (1956). — Das kalkalgen-trottoir an der côte des Albères als Lebensraum terricoler Kleintiere. *Vie et Milieu*, 7 (2) : 242-257, 5 figs.
- SCHUSTER, R. (1957). — *Haloribatula tenareae* nov. gen., nov. spec., eine neue Oribatide aus dem mediterranen Eulitoral (*Acar*i). *Zool. Anz.*, 159 (5-6) : 122-127, 4 figs.
- SCHUSTER, R. (1957). — Die terrestrische Kleinarthropodenfauna in den *Tenarea*-Trottoirs des Westmediterranen Litorals. *Kiel. Meeresf.*, 13 (2) : 244-262, 6 figs.
- SCHUSTER, R. (1958). — Neue terrestrische Milben aus dem Mediterranen Litoral. *Vie et Milieu*, 9 (1) : 88-109, 16 figs.
- SCHUSTER, R. (1959). — Ökologisch-faunistische Untersuchungen an boden bewohnenden Kleinarthropoden (Speziell Oribatiden) des Salzlachengebietetes im Seewinkel. *Österr. Akad. Wiss. math. natur.*, 168 (1) : 27-78, figs.

- SCHUSTER, R. (1961). — Allgemeine faunistische Nachrichten aus Steiermark (VIII). *Mitt. Natur. Verein Steiermark*, **91** : 71-79.
- SENGBUSCH, H.G. (1954). — Studies on the life history of three Oribatoid mites with observations on other species (*Acarina*, *Oribatei*). *Ann. Entomol. soc. america*, **47** (4) : 646-667, 27 figs.
- SENGBUSCH, H.G. (1957). — Checklist of Oribatoid Mites in the Vicinity of Mountain Lake Biological Station-Virginia. *Virginia Journ. Sciences*, **8** (2) : 128-134.
- SENGBUSCH, H.G. (1957). — A new species of Oribatoid mite from Guam with a key to the species of the genus *Nasozetes* Sellnick 1930 (*Acarina*, *Oribatei*). *Journ. Parasitol.*, **43** (1) : 93-96, 1 pl.
- SENGBUSCH, H.G. (1958). — Zuchtversuche mit Oribatiden (*Acarina*). *Naturwiss.*, 2 p.
- *STRENZKE, K. (1952). — Untersuchungen über die Tiergemeinschaften des Bodens : Die Oribatiden und ihre Synusien in den Böden Norddeutschlands. *Zoologica Stuttgart*, **37** (104) : 1-173.
- STRICKLAND, A.H. (1945). — A survey of the Arthropod soil and litter fauna of some forest reserves and cacao states in Trinidad. British West Indies. *J. anim. Ecol.*, **14** (1) : 1-11, 1 fig.
- TABERLY, G. (1951). — Démonstration de la parthénogenèse chez *Trhypochthonius tectorum* Berlese (Acarien, Oribate). *C.R. Acad. Sc.*, **233** : 1226-1228.
- TABERLY, G. (1952). — Sur l'éthologie et le développement post-embryonnaire de *Trhypochthonius tectorum* (Acarien, Oribate). *Bull. Soc. Zool. France*, **77** (5-6) : 330-341, 9 figs.
- TABERLY, G. (1957). — Observations sur les spermatophores et leur transfert chez les Oribates (Acariens). *Bull. Soc. Zool. France*, **82** (1) : 139-145, 10 figs.
- TABERLY, G. (1958). — Les nombres chromosomiques chez quelques espèces d'Oribates (Acariens). *C.R. Acad. Sc.*, **246** : 3284-3285, 4 figs.
- TABERLY, G. (1958). — Le cytologie de la parthénogenèse chez *Platynothrus peltifer* (Koch) (Acarien, Oribate). *C.R. Acad. Sc.*, **247** : 1655-1657, 6 figs.
- TARMAN, K. (1958). — Trihobotrialni organ Akarin. *Razprave Dissertationes*, **5** : 185-233, 35 figs.
- TARRAS-WAHLBERG, N. (1961). — The Oribatei of a central swedish bog and their environment. *Oikos*, suppl. **4** : 1-56, 29 figs.
- THOMAS, R. (1959). — Les Thécamébiens muscivoles et terricoles; notions d'écologie générale et comparative. *P.V. Soc. Linn.*, Bordeaux, **97** : 1-127.
- TRAVÉ, J. (1955). — *Galumna carinata* (Acarien Oribate), espèce nouvelle des Pyrénées, pourvue de caractères sexuels secondaires. *Vie et Milieu*, **6** (4) : 537-550, 4 figs.
- TRAVÉ, J. (1956). — Contribution à l'étude de la faune de la Massane (2^e note). Oribates (Acariens), 1^{re} partie. *Vie et Milieu*, **7** (1) : 77-94, 3 figs.
- TRAVÉ, J. (1957). — Compléments à la connaissance du genre *Vaghia* Oudemans. *Vaghia simplex* n. sp. (Acariens, Oribates). *Vie et Milieu*, **8** (2) : 205-210, 2 figs.
- TRAVÉ, J. (1958). — Dimorphisme sexuel chez *Pirnodus detectidens* Grandjean (Acariens-Oribates). Notes écologiques et éthologiques. *Vie et Milieu*, **9** (4) : 454-468, 5 figs.
- TRAVÉ, J. (1959). — Sur le genre *Niphocephus* Balogh, 1943. Les *Niphocephidae*, famille nouvelle. (Acariens, Oribates). *Acarologia*, **1** (4) : 475-498, 10 figs.

- TRAVÉ, J. (1960). — Contribution à l'étude de la faune de la Massane (3^e note). Oribates (Acariens), 2^e partie. *Vie et milieu*, **9** (2) : 209-232, 3 figs.
- TRAVÉ, J. (1960). — Sur deux intéressantes espèces d'Oribates (Acariens). *Vie et Milieu*, **9** (4) : 683-686.
- TRAVÉ, J. (1961). — Contribution à l'étude des *Oribatulidae* (Oribates, Acariens). *Vie et Milieu*, **12** (2) : 313-351, 8 figs.
- TRAVÉ, J. (1962). — Oribates (Acariens) des Pyrénées-Orientales (1^{re} série). *Provertex delamarei* n. sp. *Vie et Milieu*, **13** (4) : 783-799.
- TRAVÉ, J. (1963). — Oribates (Acariens) des Pyrénées-Orientales (2^e série). *Zetorchestidae*. 1^{re} partie : *Saxicolestes pollinivorus* n. sp. *Vie et Milieu* (sous presse).
- TULLGREN, A. (1918). — Ein sehr einfacher Ausleseapparat für terricole Tierformen. *Zeit. Angew. Ent.*, **4** : 149.
- WALLWORK, J.A. (1960). — Notes on the feeding behaviour of some forest soil Acarina. *Oikos*, **9** (2) : 260-271, 5 figs.
- WALLWORK, J.A. (1960). — Observations on the behaviour of some oribatid Mites in experimentally-controlled temperature gradients. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **135** (4) : 619-629.
- WINKLER, J.R. (1957). — Notes on bionomics and ecology of Moss-Mites, I (*Acari : Oribatei*). *Entom. Soc. Washington*, **39** (4) : 190-191.
- WOODRING, J.P. & COOK, E.F. (1962). — The biology of *Ceratozetes cisalpinus* Berlese, *Schelorbates laevigatus* Koch and *Oppia neerlandica* Oudemans (*Oribatei*) with a description of all stages. *Acarologia*, **4** (1) : 101-137, 49 figs.
- WOOLLEY, T.A. (1961). — Redescriptions of Ewing's Oribatid mites, XI. Family *Oribatulidae* (*Acarina : Oribatei*). *Trans. Amer. Microscop. Soc.*, **80** (1) : 1-15, 19 figs.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté

« LES ACARIENS TERRESTRES ADAPTÉS AU MILIEU MARIN »

Vu et approuvé :

Paris, le 17 février 1963

*Le Doyen de la Faculté
des Sciences,*

Marc ZAMANSKY

Vu et Permis d'imprimer :

*Le Recteur de l'Académie
de Paris,*

Jean ROCHE

IMPRIMERIE LOUIS-JEAN — GAP

Dépôt légal: 134 — 1963

